COMMONWEALTH INST. ENTOMOLOGY LIBRARY
2 JUL 1957
SERIAL EU.447
SEPARATE

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXVI ВЫП. 4
VOLUME FASC.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1947

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

РЕДАКЦИЯ

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (редактор), Б. С. МАТВЕЕВ (зам. редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (секретарь), В. В. АЛПАТОВ, акад. Л. С. БЕРГ, чл.-корр. В. А. ДОГЕЛЬ, Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, С. И. ОГНЕВ, А. Н. ФОРМОЗОВ

RÉDACTION

E. N. PAVLOVSKY (Rédacteur), B. S. MATVEIEV, L. B. LEVINSON, V. V. ALPATOV, L. S. BERG, V. A. DOGIEL, G. V. NIKOLSKY, S. I. OGNEV, A. N. FORMOSOV

ТОМ XXVI 1947 ВЫПУСК 4

июль — август

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 4

МИКРООРГАНИЗМ, ПЕРЕНОСЧИК И ВНЕШНЯЯ СРЕДА В ИХ СООТНОШЕНИЯХ

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ

THE MICROORGANISM, THE TRANSMITTER, THE ENVIRONMENT AND THEIR INTERRELATIONS

E. N. PAVLOVSKY, Member of the Academy

К настоящему времени открыто множество переносчиков возбудителей трансмиссивных болезней вирусной, бактериальной, риккетциозной, спирохетозной, грибковой, протозойной и глистной природы.

Особенностью трансмиссивных болезней является то, что возбудители их передаются из источника инфекции (таковым является внешняя среда или организм-донор), исключительно через переносчиков (или при частичном их участии).

Феномен передачи возбудителя требует для своего осуществления некоторый минимум действующих агентов. Агентами биотического характера являются возбудитель, организм-донор возбудителя, переносчик и организм реципиента, который в свою очередь может стать донором для свежего переносчика, и т. д. Однако весь процесс передачи возбудителя болезни переносчиком не автономен от прямого и косвенного влияния факторов внешней среды, которые то благоприятствуют осуществлению этого процесса, то, наоборот, его в корне пресекают.

Все эти сложные соотношения устанавливаются ныне в процессе онтогенеза всех замешанных в них организмов. Однако эти онтогенетические процессы развертываются на базе уже пройденных этапов эволюции феномена передачи инфекции; этим этапом являлся филогенез всех участвующих в рассматриваемом процессе организмов, протекавший в изменявшихся условиях среды. Все это и привело к установлению в природе в настоящее время определенных биоценотических связей в биоценозе, сочленами которого являются возбудитель, переносчик, донор и реципиент инфекции. Само собою разумеется, что современное состояние феномена передачи инфекции само является преходящим этапом эволюции.

Как известно, переносчики подразделяются на группы по характеру их соотношений с передаваемыми ими возбудителями и по механизму самой передачи возбудителя.

Различают группу механических переносчиков инфекций, члены которой не имеют специфических соотношений с передаваемыми ими микроорганизмами; самая же передача возбудителя происходит обычно контактным путем, через инокуляцию его загрязненными ротовыми органами переносчика или через контаминацию реципиента инфицированными фекалиями переносчика. Для механических переносчиков характерно то, что их посредничество является лишь одним из путей распространения соответственных болезней. Примеры — слепни и сибирская язва, комнатная муха и бактерии брюшного тифа и многие другие.

Другой группой являются специфические переносчики; в них возбудитель проходит часть своего биологического цикла или же много-

кратно размножается. На настоящем этапе эволюции специализация соотношений переносчика и возбудителя, как правило, приводит к тому, что без участия специфического переносчика передаваемая им болезнь не может распространяться. Следует здесь же отметить, что некоторые переносчики могут иметь обе формы рассмотренных соотношений с передаваемым ими возбудителем. Специфический переносчик может передавать возбудителя в два периода. Например, Aedes argenteus может передавать вирус лихорадки денге в порядке контаминативной инокуляции, т. е. механически, за счет сохранения вируса в ротовых органах комара в течение 1—3 дней заражения самого комара; второй тур передачи происходит после инкубационного срока длиной не менее одиннадцати дней, которые требуются для циркуляции вируса в переносчике и для достижения возбудителем ворот выхода из комара; в последней стадии комар является переносчиком специфическим (Фергюсон, Ferguson).

Простейшей формой специфических соотношений является непосредственное размножение возбудителя в переносчике (например, риккетсий сыпного тифа в эпителии желудка вшей). Такую форму специфической передачи называют пропагативной.

Другой формой специфических соотношений является прохождение возбудителем в переносчике части своего жизненного цикла, но без размножения. Возбудитель мигрирует в организме переносчика, растет и достигает позиции, с которой ему может открыться выход из переносчика и последующее проникновение в организм реципиента. Такой метаморфоз проделывают, например, личинки филяриид (возбудители слоновой болезни, калабарского отека и др.) в своих двукрылых переносчиках. Такую форму передачи называют циклометаморфной.

Наконец, при третьей форме специфических соотношений возбудитель размножается в переносчике то со сменою своих поколений (трипаносомы сонной болезни и муха це-це), то иным путем, нежели в доноре и в реципиенте (например, половое размножение малярийного плазмодия в комаре анофелес и бесполое в эритроцитах человека). Кроме того, возбудитель по ходу своего жизненного цикла мигрирует в переносчике по полному или частичному трансинтестинальному пути (к передней или задней позиции ворот своего выхода) или же проходит через полость тела переносчика (целомическая миграция). Такова цикло-пропагативная передача инфекции.

Казалось бы, что разграничение переносчиков на специфических и механических носит вполне определенный характер. Однако требуются более твердые основания для признания переносчиков неспецифическими, исходя из особенностей соотношений их с передаваемым ими возбудителем.

Имеется немало бесспорных примеров чисто механической передачи, когда возбудитель лишь некоторый срок переживает в организме переносчика и в нем не размножается. В конце концов возбудитель погибает в переносчике. Сроки переживания и гибели возбудителя весьма разнообразны. Само собой понятно, что механическая передача переносчиком возбудителя может происходить лишь в тот период, когда возбудитель остается в переносчике живым и вирулентным. Соответственные примеры черпаются нами из различных экспериментальных работ.

Вампир Desmodes rotundus, пивший кровь обезьяны, болевшей желтой лихорадкой, и допивавший через минуту кровь здоровой обезьяны, заражал ее желтой лихорадкой (Кумм, Kumm). Правда, было поставлено всего два опыта, но не приходится сомневаться в кратковременности нахождения вируса желтой лихорадки во рту рукокрылого. В клопе Cimex hemipterus вирус той же болезни погибает так скоро,

что позднее второго дня передача его укусом уже невозможна (Кумм и Фробишер, Kumm, Frobischer). Муха жигалка (Stomoxys calcitrans) может заражать желтой лихорадкой своим уколом через 6, но не через 16 часов после своего инфицирования. Brucella abortus может быть передаваема мухами в течение суток после их заражения (Паттон, Patton). Сроки переживания возбудителя туляремии в слепнях также ограничены; так, в экскрементах инфицированных слепней Tabanus autumnalis и T. bromius туляремийный микроб обнаруживается лишь в течение первых трех-четырех суток после их заражения (Н. Олсуфьев с сотрудниками). Имеются указания, что мошки Simulium decorum могут передавать туляремию в условиях эксперимента при прерывистом кормлении, когда докармливание мошек производится тотчас же после снятия их с больного животного. Механическая передача вируса желтой лихорадки неспецифическим переносчиком — поцелуйным клопом Triatoma megista возможна лишь при коротком промежутке времени между первым неполным кормлением и последующим докармливанием.

Все сказанное касается случаев, которые можно считать примерами собственно механической передачи вируса переносчиками.

Однако, когда возбудитель находится в пищеварительном канале переносчика несколько дней и выходит наружу с его экскрементами в вирулентном состоянии, необходимы специальные исследования его состояния в переносчике: имеется ли в таком случае лишь более или менее растянутое переживание воспринятой популяции возбудителя или же последний размножается повторное число раз в переносчике? Поставленный вопрос должен быть разрешаем для каждого вида переносчика и каждого вида возбудителя особо. Общие закономерности в этом направлении должны быть устанавливаемы индуктивно, на основании ряда убедительных фактов.

Для примера вспомним, что чумные бактерии размножаются в преджелудке крысиной блохи и образуют здесь «пробку», чему способствует густая щетинистая часть внутренней поверхности преджелудка. Впоследствии, когда пробка бактерий разжижается, части ее отрываются и с отрыгиваемой блохой кровью поступают в организм хозяина блохи, который и заражается чумой.

В моей лаборатории в Военно-медицинской академии было точно показано, что бактерии брюшного тифа и бактерии «чудесной крови» размножаются в пищеварительном канале комнатной мухи.

Рассмотренные и подобные им случаи передачи возбудителя переносчиками следует относить к пропагативной форме передачи.

Большинство переносчиков, как известно, относится к кровососущим насекомым и к клещам. Число видов хозяев, кормящих своей кровью специфического переносчика, часто неизмеримо превышает количество видов доноров и реципиентов возбудителей, передаваемых этим переносчиком. Например, Ixodes persulcatus может пить кровь любого млекопитающего и многих птиц, однако вирусом клещевого энцефалита он заражает лишь ограниченное количество видов теплокровных животных. Малярия исключительно свойственна человеку, но малярийные комары сосут кровь не только человека, но и многих животных.

Эти отношения оказывают решающее влияние на судьбу штаммов возбудителей, передаваемых переносчиками. Спонтанно зараженный переносчик в процессе питания — в зависимости от условий места и времени — может сосать кровь невосприимчивых к возбудителю животных; при этом с фатальной неизбежностью возбудитель вводится в организм реципиентов; но они не заболевают, так как возбудитель в них погибает, не оказав никакого действия. Известная часть «ин-

фектмассы» штамма возбудителя, таким образом, попадает в «тупик», которым является невосприимчивый реципиент. Ixodes persulcatus может сосать кровь, например, собаки и волчонка. Волчонок заболевает и погибает от клещевого энцефалита; в собаке же погибает введенная в ее организм порция вируса (Соловьев).

«Запас» инфектмассы возбудителя растрачивается в природе и другим путем. Донор, в крови которого циркулирует вирулентный возбудитель, может кормить множество кровососущих насекомых и клещей. Во всех них с кровью поступает возбудитель, но лишь в организме специфических переносчиков он обретает возможность дальнейшего существования и циркуляции; все же остальные кровососы являются для него «тупиками», в которых возбудитель погибает. Например, на больное клещевым энцефалитом животное могут нападать Ixodes persulcatus, слепни и комары; но вирус инфицирует лишь клеща, а в остальных кровососах погибает.

Полного внимания заслуживает детальное изучение причин, почему громадное число кровососущих насекомых и клещей, в которых поступает возбудитель, не становится его переносчиками. Остановимся сначала на частных примерах.

Возбудитель сыпного тифа Сан-Паоло (Бразилия) исчезает из тела постельного клопа уже через сутки после рецепторного его кормления (Монтейро, Monteiro). Во вшах, зараженных возбудителем японской речной лихорадки, на больных обезьянах, возбудитель живет до недели, но укус вшей остается все время не заразительным (Николь и Спарроу, Nicolle, Sparrow). Крысиные блохи Xenopsylla cheopis могут заражаться на больном животном Pasteurella avicida птиц; но в этих случаях имеет место лишь краткосрочная консервация возбудителя (до 27 часов), причем блоха не может передавать пастереллеза укусом. В блохах того же вида палочка сибирской язвы, повидимому, не размножается и может выживать не более 10 дней; блохи не являются ее переносчиками.

Вирус желтой лихорадки погибает в собачей блохе вскоре после ее рецепторного кормления. В мухе жигалке вируса через 48 часов уже нет. Зато в организме комара Mannsonia uniformis вирус держится очень долгое время — до 49 дней; тем не менее этот вид комара не становится переносчиком вируса желтой лихорадки, и кормление зараженных комаров на восприимчивых животных остается безрезультатным. Если же раздавить инфицированного комара Mansonia uniformis на теле, то вирус желтой лихорадки может быть передан реципиенту.

При поступлении возбудителя в различных кровососов ему приходится сталкиваться с барьерами в их организмах. Первый барьер — — это желудочно-кишечный канал, в котором некоторые возбудители погибают, не выходя из его пределов. Это зависит от наличия в кишечнике ряда насекомых и клещей, помимо ферментов, бактерицидных веществ (Дункан, Duncan). Блан с сотрудниками объясняет исчезновение палочек сибирской язвы из пищеварительного канала блох Xenopsylla cheopis процессом лизиса под влиянием фага в их кишечнике. В других случаях возбудитель не может проникнуть через стенку пищеварительного канала в полость тела кровососа, которая сама по себе пригодна для обитания в ней возбудителя. Такое положение доказывается опытами с инъицированием возбудителя, например клеща, прямо в полость тела.

Некоторые микроорганизмы успешно преодолевают кишечный барьер, но погибают в полости тела насекомого. Такова судьба (по работам Экземплярской из нашей московской лаборатории) туберкулезных бактерий, скормленных мучному хрущаку Tenebrio molitor. Часть бактерий выделяется с фекалиями личинок жука в течение 20—

25 дней; другая часть сохраняется в дальнейшем по ходу метаморфоза. Вылупившиеся жуки в некоторых опытах выделяли с фекалиями туберкулезные палочки в течение нескольких дней; у части жуков были обнаружены в полости тела туберкулезные очаги и типичные капсулы с разрушенными бактериями; фагоцитируют их незернистые базофильные клетки гемолимфы.

Переживание бактерий по ходу метаморфоза насекомых с полным превращением показано для Bacillus pyocyaneus в комнатной мухе (Бекот, Bacot).

В других случаях возбудитель благополучно проникает в полость тела кровососа, но не находит естественного выхода наружу и остается различное время замурованным в нем. Примеры: чумные палочки и постельный клоп; спирохета Обермейера и вши рода Pediculus; вирус желтой лихорадки и комар Mansonia.

Тем не менее вши являются переносчиками космополитного возвратного тифа; это объясняется установлением тесных связей типа «хозяин и его паразит» между человеком и проживающими на нем головными и платяными вшами. При расчесах зудящих мест кожи, вследствие раздражающего действия слюны вшей, могут быть раздавливаемы вши, инфицированные спирохетами возвратного тифа; через расчесы покровов они проникают в тело человека и вызывают заболевание этой болезнью.

Наконец, имеется немало примеров, когда возбудитель в процессе целомической или кишечной миграции достигает естественных ворот — выхода из организма насекомого или клеща; и все же такие членистоногие в естественной обстановке не являются переносчиками соответственных возбудителей. Так, Чумакову с сотрудниками-паразитологами удалось в лаборатории наблюдать передачу вируса японского энцефалита многими видами иксодовых клещей, которые не являются в природных условиях переносчиками этого возбудителя. Причина этого обстоятельства еще не вскрыта. Некоторые из этих клещей отсутствуют в фауне очагов энцефалита. Возможно, что в местах обитания степных клещей нет требуемого наличия доноров и реципиентов вируса и сам вирус не состоит в составе биоценозов этих мест. Дальнейшие исследования должны решить этот вопрос в связи с выяснением географического распространения природных очагов вирусных болезней, передаваемых иксодовыми клещами.

Бывают также примеры, когда кровососущее насекомое или клещ, который может инфицировать, тем не менее не передает человеку возбудителя вследствие отсутствия пищевых связей с ним. В таких случаях приходится говорить о потенциальных переносчиках. Таковы, например, некоторые блохи сусликов, не нападающие на человека, но являющиеся переносчиками чумы среди сусликов (Иофф с сотрудниками). Сходное отношение проявляют к человеку личинки и нимфы клещей рода Dermacentor и клещ Haemaphysalis humerosa, переносчик риккетсиоза Q-лихорадки в Австралии.

Ограничиваясь этими примерами, перейдем к рассмотрению факторов, влияющих на развитие и завершение феномена передачи возбудителя его переносчиками при наличии полного минимума требуемых участников.

Первое условие — это наличие возбудителя, как объекта передачи. Природа возбудителей, начиная от фильтрующихся вирусов и кончая простейшими, как уже указывалось, весьма разнообразна. Естественно столь же большое разнообразие их свойств и особенностей. Свойства эти определяются в первую очередь систематическим положением рассматриваемых возбудителей. Это понятно само собой. Существенное значение могут иметь групповые и индивидуальные вариации возбу-

дителя. Оставляя в стороне генетическую изменчивость возбудителя, остановимся на рассмотрении географической и феногенетической изменчивости различных штаммов возбудителя.

Для культивируемых микроорганизмов известна возможность перехода штамма в авирулентное состояние; так, например, бывает с возбудителем чумы.

В естественной обстановке состояние данного штамма возбудителя следует рассматривать применительно к условиям возможного нахождения его во внешней среде или в организмах донора, переносчика и реципиента. В обоих случаях возбудитель попадает под прямое или косвенное влияние факторов внешней среды. Напомню, что для возбудителя, находящегося в каком-либо организме, внешней средой является прежде всего сам организм как среда обитания; но и внешняя среда в обычном ее понимании оказывает косвенное влияние через посредство организма хозяина на заключенного в нем возбудителя.

Остановимся сначала на условиях пребывания возбудителя во внешней среде. В литературе накопляется все более и более фактов, свидетельствующих о долгой сохраняемости риккетсий во внешней среде, в фекалиях их переносчиков. Известны данные Старжика о почти годичном переживании риккетсий сыпного тифа в сухом состоянии. Однако некоторые авторы отрицают значимость подобных опытов, указывая, что результаты получены в искусственной обстановке эксикатора. Для того чтобы понять и оценить то, что действительно происходит с возбудителем в естественной обстановке, необходимо анализировать в учитываемых лабораторных условиях стойкость возбудителя по отношению к отдельным факторам среды. Поэтому постановка опытов Старжика и ряда других авторов вполне законна.

К аналогичному заключению приходят также Блан и Балтазар, работающие в Пастеровском институте в Марокко. В длинной серии опытов они показали, что в сухих извержениях блох возбудитель крысиного сыпного типа сохраняет свою вирулентность как для морских свинок, так и для человека, до четырех с половиной лет, причем одна сотая миллиграмма сухих извержений достаточна для заражения человека. Главным условием столь долгого сохранения возбудителя во внешней среде является сухость, или, как пишут эти авторы, ангидробиоз. При ее наличии ни низкие, ни высокие температуры, которые могут наблюдаться в естественных условиях, не оказывают действия на риккетсии крысиного сыпного тифа в сухих извержениях блох. Приведенные данные имеют несомненное значение для стран с континентальным климатом, как Марокко. В связи с указанными особенностями и в результате специально поставленных опытов Блан и Балтазар считают, что главный путь передачи возбудителя крысиного сыпного тифа от крысы к крысе — это попадание распыленных сухих инфицированных фекалий блох на слизистые оболочки.

И другие возбудители могут сохранять вирулентность во внешней среде различное время. Так, возбудитель свиной холеры (Salmonella suipestifer) может много месяцев оставаться вирулентным в подохших свиных вшах в лаборатории без каких-либо особых предосторожностей (Messerlin, Couzi, Марокко).

В сухих фекалиях блох Xenopsylla cheopis Salmonella suipestifer сохраняет свою вирулентность год (Блан и Балтазар).

Пребывание возбудителя облигатно-трансмиссивной болезни во внешней среде — явление редкое. Возбудители ряда таких болезней никогда не находятся во внешней среде, но переходят из организма в организм через посредство переносчиков. Организм последних на более или менее долгий срок становится непосредственной средой обитания возбудителя. Уже указывалось ранее, что через переносчиков

может происходить цикло-метаморфная или цикло-пропагативная передача возбудителя.

Естественно поэтому перейти к рассмотрению того, что делается с возбудителем в организме его переносчика.

Этот вопрос следует рассматривать с разных точек зрения и прежде всего в отношении установления продолжительности сохранения возбудителя и характера изменения его вирулентности в организме переносчика. В последнем случае критерием для оценки степени вирулентности является действие возбудителя на организм реципиента.

Продолжительность сохранения возбудителя в переносчике связана во многих случаях с длительностью жизни самого переносчика. В других случаях она значительно короче этого периода. Так, комар Aedes argenteus сохраняет в себе вирулентный вирус желтой лихорадки пожизненно. Пожизненно остаются заразительными и вши, инфицированные сыпным тифом, хотя сами они подвергаются неблагоприятному влиянию возбудителя этой болезни и жизнь их укорачивается. Блохи же в аналогичных условиях «выздоравливают» от риккетсий крысиного сыпного тифа, хотя и продолжают содержать их в себе. Примерами короткого переживания вируса в неспецифическом переносчике могут служить клещи Ornithodorus rostratus и Or. moubata, в которых вирус желтой лихорадки не переживает больше четырех дней.

В комарах Aedes argenteus вирус лихорадки денге сохраняется в течение 28 дней. Продолжительность сохранения вирулентного возбудителя в переносчике нередко достигает весьма больших сроков. Постельный клоп пожизненно сохраняет в себе возбудителя туляремии и выделяет его в вирулентном состоянии с фекалиями до 250 дней (Фрэнсис). Риккетсии красноярского сыпного тифа обнаруживаются в клеще Dermacentor nuttalli до 256 дней, что не является пределом (Коршунова и Петрова-Пионтковская). Возбудитель марсельского сыпного тифа в выведенных в лаборатории клещах Rhipicephalus sanguineus, полученных из Марселя, сохранялся в лаборатории Брумпта (Brumpt) 17 месяцев. Возбудитель лихорадки Скалистых гор в клещах Ornithodorus turicata живет до четырех с половиной лет (Брумпт и Департ, Brumt, Despartes).

Рекордные сроки обнаружены в клещевой лаборатории кафедры общей биологии и паразитологии Военно-медицинской академии имени С. М. Кирова: семь лет хранятся спирохеты клещевого возвратного тифа в трех группах спонтанно зараженных Orn. papillipes из Средней Азии, восемь лет в пяти группах того же вида клещей, девять лет в трех группах и десять лет в шести группах. Одна самка этого вида в 1945 г. заразила свинку после 13 лет своей жизни в лаборатории (Павловский и Скрынник).

О продолжительности сохранения возбудителя в переносчиках следует судить по отношению этого срока к обычной длительности жизни переносчика. В таком аспекте продолжительным следует считать сохранение возбудителя в течение всей жизни его переносчика, хотя бы она исчислялась только неделями.

Срок продолжительности нахождения возбудителя в переносчике еще более удлиняется, если ему свойственна трансовариальная передача, т. е. передача возбудителя инфицированной самкой своему дочернему или даже внучатному и последующим поколениям, когда таковые находятся на положении развивающихся яиц в яичниках самки.

В клещах Derm. silvarum сохранение вируса клещевого энцефалита прослежено до 14 месяцев (Скрынник и Рыжов), в Haemaphysalis concinna до 12 месяцев и 9 дней, что не является пределом (Козлова и Соловьев). В некоторых видах клещей Чумаковым с сотрудниками

наблюдалась трансовариальная передача того же вируса внучатному поколению зараженной самки. Вирус лихорадки папатачи может передаваться дочернему и внучатному поколению москита Phlebotomus papatasii (Петрищева и Алымов).

Особенно большую календарную длительность имеет трансовариальная передача Orn. papillipes спирохет клещевого возвратного тифа.

Мною (совместно со Скрынник) это явление прослежено на протяжении семи лет; наблюдения продолжаются дальше. Интересно отметить, что и в дочернем, и во внучатном поколениях клещей их личинки вызывали явный спирохетоз у свинок лишь в 7,7% всех испытуемых групп клещей; после же линьки на нимфы процент таких групп в обоих поколениях возрастает до 30.

Замечательно, что спирохеты сохраняют в клещах Orn. papillipes в течение их продолжительного голодания; наибольший установленный срок достигал 7—8 лет. Голодать же эти клещи могут очень долго, как в фазах имаго, так и предимагиальных нимф. Вот данные нашей клещевой лаборатории: 10 нимф голодают 5 лет и 4 месяца; 38 клещей голодают 6 лет и 8 месяцев, 13 клещей голодают 8 лет и 8 месяцев и 2 нимфы голодают 9 лет и 10 месяцев (Скрынник). Так как Orn. papillipes могут голодать повторно на разных фазах метаморфоза, то нет ничего невероятного в предположении, что срок сохранения спирохет клещевого возвратного тифа в самке и в ее дочернем и внучатном поколениях может затягиваться до 25—30 лет, без того чтобы запас спирохет был бы подновлен.

Указанные сроки продолжительности жизни Orn. papillipes установлены на значительном материале; в нашей лаборатории 9 лет живут 1959 клещей, 11 лет—18 самцов и самок и 14 лет прожила одна самка. За это время клещи в период эвакуации долгое время находились в неблагоприятных условиях.

Для некоторых видов иксодовых клещей установлено, что их напитавшимся личинкам, нимфам и, повидимому, голодным взрослым свойственна зимняя диапауза, т. е. приостановка течения метаморфоза. Эта наследственно закрепившаяся приспособительная особенность у Ixodes persulcatus определяет возможность развития за один теплый сезон года лишь одной какой-либо фазы превращения клеща. Таким образом, в природе для полного метаморфоза треххозяинного клеща I. persulcatus требуются три теплых сезона; следовательно, цикл всего развития будет трехгодичным (Г. Сердюкова, 1945).

Диапауза наблюдается и у клещей Dermacentor. Девидсон (Davidson) говорит, что летняя жара приводит нимф D. andersoni в состояние диапаузы до следующей весны; в течение 10 дней они нападают на мелких животных и после перезимования превращаются в половозрелых клещей.

Явление диапаузы, удлиняющее жизненный цикл клещей до трех лет, естественно, способствует увеличению продолжительности пребывания возбудителя в переносчике, особенно, если учитывать возможность трансовариальной передачи возбудителя. Так, при распространении этой передачи на два поколения — дочернее и внучатное — срок нахождения вируса клещевого энцефалита в клещах может затягиваться до девяти лет; весьма возможно, что этот срок не является пределом.

Переходя ко второму вопросу — об изменяемости вирулентности возбудителя в организме переносчика, отмечу, что для оценки изменчивости необходимо установить средние «нормальные» инфицирующие дозы возбудителя для восприимчивого организма.

Инфицирующая сила возбудителя в переносчике может быть очень высока. Так укол одного экземпляра комара Aedes argenteus через

фланель может вызвать заражение желтой лихорадкой. В порции слюны того же комара, вводимой им при сосании крови обезьяны, заключается до ста инфицирующих доз. Наконец, одна миллионная часть эмульсии инфицированного комара того же вида достаточна, чтобы заразить макака-резуса вирусом желтой лихорадки. Одна сотая миллиграмма сухих извержений блох, зараженных возбудителем крысиного сыпного тифа, достаточна для инфицирования человека. Минутное сосание крови клещом Orn. papillipes может заразить морскую свинку клещевым возвратным тифом, тогда как обычное кровососание продолжается 30—40 минут.

В ряде случаев при экспериментальном заражении чувствительных к инфекции животных через посредство переносчиков, казалось бы, находящихся в полной инфицирующей силе, заболевания животного не происходит. Испытание крови таких животных обнаруживает наличие в ней специфических противотел. То же наблюдается и у человека. Отсюда своеобразный вывод: инфицирующий переносчик то вызывает заболевание, то иммунизирует организм. Причины такого изменения результатов передачи возбудителя переносчиком, повидимому, весьма различны. Они могут касаться ослабления силы возбудителя, изменения дозировки возбудителя, вводимого в заражаемый организм переносчиком, и, наконец, могут зависеть от индивидуального состояния заражаемого организма во время передачи ему инфекции; кроме того, действенное влияние на процесс и финал передачи оказывают и факторы внешней среды.

Так, например, вирус лихорадки денге в Афинах удавалось передавать через Aëdes argenteus при температуре не ниже 18°C; при похолодании вирус не разрушался и передача его комаром восстанавливалась при достаточном повышении температуры (Блан и Каминопетрос, Blanc, Caminopetros).

Другие возбудители и переносчики оказываются мало чувствительными к температуре. Во время пребывания нашей клещевой лаборатории в Самарканде клещей Orn. papillipes кормили зимой на морской свинке при температуре около 5° С. Против обыкновения клещи сосали кровь очень долго — более часа — и заразили свинку клещевым возвратным тифом (А. Скрынник).

Возбудители, которые проходят в переносчике сложный жизненный цикл, на разных фазах этого цикла неодинаково стойки к пониженным температурам. Это известно из классического примера с малярийным плазмодием: его спорозоиты в слюнных железах выдерживают такую температуру, которая губительно действует на оплодотворение половых особей малярийного плазмодия. В связи с этим олиготермность Anoph. bifurcatus делает ничтожным значение его как переносчика малярии, несмотря на то, что, как, например, в Абхазии, он может иметь значительный контакт с человеком (Устинов).

В Московской области средний срок появления Anopheles maculipennis с спорозоитами в слюнных железах — 20 июня (Алмазова), южнее — в Днепропетровской области — в начале или в середине июня, а еще южнее — в конце мая. С такими вариациями сроков, естественно, связывается и время появления первых свежих заболеваний малярией.

Температура внешней среды оказывает также влияние на возбудителя, который в организме переносчика проходит какое-то, хотя бы примитивное развитие. Так, в отношении вируса желтой лихорадки установлена четкая зависимость продолжительности инкубации у Aëdes argenteus от температуры, при которой содержатся комары, напившиеся зараженной крови. При температуре 37°С способность передавать вирус появляется через 4 дня; при 21°С — через 18 дней; при 18°С комары остаются безвредными 30 дней, но при добавочном со-

держании в течение 6 дней при 23,4°С начинают передавать вирус. При 10—15°С комары не заразительны, но добавочное содержание их при 20°С делает их заразительными (Гиндль, Hindle, 1930).

При 16° С вирус теряет способность давать смертные случаи у обезьян, но иммунизирует их к активному вирусу (Шюфнер, Дингер и Снидерс, Schüffner, Dinger, Snijders, 1930).

Девис (Davis) еще более уточнил данные Гиндля (1932): комары становятся заразительными через 4 дня при 37°С, через 5 дней при 36°, через 6 дней при 31°, через 8 дней при 25,1°, через 11 дней при 23,4, через 18 дней при 21°, через 30 дней при 18°.

Факторы внешней среды — и в первую очередь температура — оказывают действие на возбудителя через посредствующее влияние организма переносчика. Так, у голодных перезимовавших клещей Derm. andersoni, переносчиков лихорадки Скалистых гор, возбудитель этой болезни находится в неактивном состоянии или же он ослаблен настолько, что вызывает у лабораторных животных инаппарантную инфекцию. Однако при подогревании таких клещей или при допущении их к сосанию крови возбудитель в них активируется и в короткий срок достигает максимума вирулентности.

Реактивация вируса японского энцефалита наблюдается в организме переносчиков комаров (например Culex pipiens и C. tritaeniorhynchus) в теплое время года. По данным Петрищевой, со второй половины апреля до конца июня в Приморье тянется период с таким режимом температуры, который препятствует реактивированию вируса в организме комаров. Июль и август являются предэпидемическим периодом, когда вирус активируется, а эпидемический период приходится на конец августа, на сентябрь и на половину октября.

Вирус клещевого энцефалита зимует в клещах-переносчиках и с весны передается клещом Ixodes persulcatus (Левкович и Скрынник). Весенняя и раннелетняя сезонность красноярского клещевого тифа зависит от нападения на людей в степи в это время перезимовавших голодных самок Derm. nuttalli; эти самки получили возбудителя от зараженных диких грызунов в предыдущий сезон, когда питались на них в фазе нимф.

Температура теплого времени года может также оказывать разное влияние на состояние возбудителя в переносчике и, следовательно, на самую возможность передачи им инфекции.

Организм переносчика, как гостальный фактор внешней (по отношению к возбудителю) среды, может со своей стороны оказывать влияние на вирулентность находящегося в нем возбудителя.

В одной и той же группе Derm. andersoni и Derm. variabilis сила возбудителя лихорадки Скалистых гор варьирует. Еще более заметны изменения этого возбудителя в переносчиках разных родов. Так, в клещах Haemaphysalis leporis palustris он всегда более слабый, нежели в Dermacentor (Паркер).

В клеще Argas persicus, не являющемся переносчиком вируса желтой лихорадки, этот вирус может сохраняться в вирулентном состоянии после рецепторного питания до 23 дней; об этом можно судить по заболеванию животных после впрыскивания им растертых клещей. Но через 28 дней такое же впрыскивание Argas persicus оказывает иммунизирующее действие без клинического проявления болезни. Вирус желтой лихорадки в иксодовом клеще Amblyomma cajenense на 15-й день после рецепторного кормления может вызывать заболевание подопытного животного, если клещ на нем будет кормлен; при кормлении же на 28-й день вирус иммунизирует животное без клинического проявления болезни.

Равным образом и организм позвоночных животных, являющихся донорами и реципиентами возбудителя, может оказывать на него дей-

ствие, изменяющее свойство рассматриваемого штамма. Так, после многократного пассирования нейротропного вируса желтой лихорадки через белых мышей он теряет способность передвигаться через комаров-переносчиков. В опытах Рубо и Стефанопуло на 21-м пассаже передача вируса была, а при 147—171 пассажах она отсутствовала. Нечто сходное, повидимому, наблюдается и при пассировании вируса лихорадки денге через комаров Aedes argenteus. Пассирование производилось последовательным кормлением через каждые 14 дней свежих комаров эмульсией из зараженных комаров, растертых в определенной пропорции в крови. После третьего пассажа передача денге человеку была, и вирулентность вируса оставалась неизменной; после пятого пассажа кормление 145 инфицированных комаров на человеке на протяжении по крайней мере 20 дней осталось безрезультатным (Голт и Кинтнер, Holt, Kinthner).

Возбудитель, поступающий в позвоночное животное, может не вызывать никакой реакции, несмотря на пребывание в его крови в потенциально вирулентном состоянии. Например, двухмесячному щенку впрыскивали эмульсию из зараженных риккетсиями марсельского сыпного тифа клещей Rhipicephalus sanguineus; у щенка не было никакой реакции. Впрыскивание же через 10 дней 25 см^3 его крови двум паралитикам вызвало у них типичный марсельский сыпной тиф (Дюран).

В других случаях наблюдается инаппарантная инфекция, вызываемая инфицированным переносчиком. Макакам можно передать вирус лихорадки денге кормлением на них комаров-переносчиков. Обезьяны остаются здоровыми, но в их крови вирус размножается; между третьим и девятым днем после инфицирования вирус может заражать других обезьян, если им будет впрыснута кровь инфицированной обезьяны — донора вируса. Эта же обезьяна может быть источником заражения комаров, которые в свою очередь могут передавать вирус обезьянам и человеку (Симмонс, Джон, Рейнольдс, Simmons, John, Reynolds).

Из всего изложенного вытекает, что возбудитель на пути циркуляции своей из организма донора в переносчика и затем в организм реципиента подвергается действию весьма многих и различных факторов как внешней среды, так и гостального характера. В конечном результате это приводит то к развитию явного заболевания, то к инаппарантной инфекции, то к иммунизированию реципиента без проявления каких-либо симптомов заболевания, то, наконец, к гибели рассматриваемого штамма возбудителя на каком-либо этапе его циркуляции.

Особи реципиента данного вида могут оказаться стойкими к заражению их вирулентным возбудителем в достаточной дозе и при благоприятных внешних условиях. Такая стойкость зависит от каких-то индивидуальных особенностей состояния организма реципиента в рассматриваемый период. Показательные данные получены в нашей клещевой лаборатории. При последовательном прерывистом кормлении клещей Ornithodorus papillipes на пяти свинках в течение 40 минут заражаются, например, первая, вторая, третья и пятая свинки, а четвертая остается здоровой. Очевидно, отсутствие заражения зависит от нее самой, так как основные условия опыта для всех свинок являлись одинаковыми.

Выпадение заражаемости наблюдается и при последовательном кормлении клещей на морских свинках по годам. Например, в 1938 г. группа из 442 клещей заражает свинку; в 1940 и 1942 гг. оставшиеся в группе 273 и 205 клещей заражения не дают; в 1943 г. 38 клещей, в 1945 г. 25 клещей и в 1946 г. оставшиеся 13 клещей вызывают у свинок спирохетоз. В другом опыте шестикратное кормление клещей с 1937 по 1946 г. давало постоянное заражение свинок, несмотря на уменьшение количества клещей со 126 до 25 (Павловский и Скрынник).

В общей сложности осуществление феномена передачи возбудителя переносчиком зависит от сочетания множества разнообразных причин.

Поэтому не приходится удивляться тому, что процесс передачи инфекции, казалось бы, в равных условиях, не приводит иногда к поголовной заболеваемости. Силер, Голл и Гитченс (Siler, Hall, Hitchens) кормили комаров, зараженных вирусом денге, на 64 людях; заболевание было отмечено в 81%; из 111 уколов комаров инфицирующими были лишь 47, и все они производились Aedes argenteus.

Отрицательные результаты подобных опытов должны проверяться на возможность развития через переносчика инаппарантной инфекции или же на приобретение незаболевшим реципиентом иммунитета.

Возможно, что иммунизирующее действие переносчика в общей сумме может быть определено спустя долгий срок после передачи возбудителя по наличию нейтрализующих специфических противотел в крови реципиента. Этот метод имеет также большое значение для установления ретроспективного диагноза некоторых ранее бывших болезней у давно переболевших. Этим именно методом удалось доказать, что клещевой энцефалит является болезнью, которая уже много лет тому назад была на Дальнем Востоке и в других местах нашей страны, а не подлинно новой болезнью, появившейся лишь в конце тридцатых годов текущего столетия.

Можно высказать общее положение, что в отношении облигатно трансмиссивных болезней, особенно передаваемых инокулятивно, нет другого пути приобретения к ним иммунитета без предшествующего заболевания, как в результате действия их переносчиков.

Особый интерес имеют те случаи, которые наглядно показывают скорость приобретения такой невосприимчивости среди контингентов, вновь прибывающих на территории, эндемичные в отношении рассматриваемой болезни. Так обстоит, например, дело в Японии, когда лошади и другие домашние животные поступают из мест, свободных от японского энцефалита, в его эндемичные очаги. Иммунные тела появляются у них уже после первого года нахождения их на территории очага. То же наблюдается и у людей.

Исследования серологических особенностей крови при клещевом энцефалите в эндемическом районе Дальнего Востока, производившиеся Левкович, показали, что в таком эндемическом очаге значительный процент людей (до 32,6%), не болевших в прошлом энцефалитом, обладал повышенным содержанием антител к вирусу этой болезни. Это отражает результаты процесса естественной латентной иммунизации населения в эндемическом районе.

Если возбудитель болезни передается лишь через посредничество переносчиков в процессе сосания крови, то и иммунизирование реципиента к нему может являться лишь результатом действия инфицированного переносчика на реципиента.

Специальные испытания населения в Африке и в Южной Америке на наличие иммунитета к желтой лихорадке показали, что границы эндемических очагов этой болезни гораздо более обширны, чем о том судили ранее, исходя из распространения случаев заболеваний.

Более того, установлено, что в Западной экваториальной Африке от 20 до 50% населения обладает иммунтелами к вирусу желтой лихорадки; но в соответственных районах до сих пор неизвестны еще случаи заболевания этой болезнью (Sawyer).

Приведенные примеры и другие литературные данные делают очевидным, что получение людьми возбудителей различных трансмиссивных болезней через переносчиков гораздо сильнее распространено, нежели проявление при этих обстоятельствах явной заболеваемости. Другими словами, возбудители некоторых трансмиссивных болезней может быть гораздо чаще иммунизируют через переносчиков людей, нежели вызывают у них заболевание. Однако при стечении многих

благоприятных причин спорадическая векторная заболеваемость разрастается в трансмиссивные эпидемии и даже в пандемии.

Анализ таких причин весьма важен для выявления конкретных условий распространения переносчиками трансмиссивных болезней и разрастания их до величины эпидемий. Здесь можно лишь наметить наиболее явные из таких причин: 1) патогенность возбудителя, как видовое свойство, и вирулентность его, как мера инфицирующей силы конкретного штамма по отношению к реципиенту определенного вида; 2) спонтанная изменчивость возбудителя генетического характера и индивидуальные особенности его штамма, приобретенные в процессе предшествовавшей циркуляции из организма членистоногих в организм позвоночных и обратно, при косвенном воздействии на возбудителя факторов внешней среды; 3) видовые особенности переносчика и его индивидуальное состояние, как среды обитания возбудителя; весьма возможно, что у поливекторных трансмиссивных болезней некоторые виды инфицированных переносчиков более способны к иммунизированию реципиентов, нежели к явному их заражению; 4) все привходящие обстоятельства, влияющие на успех нападения переносчиков на доноров и реципиентов.

Решающим моментом, определяющим естественное значение насекомого или клеща в качестве переносчика, является обнаружение особей, спонтанно зараженных возбудителем передаваемой ими болезни.

Таким путем была показана связь вспышки туляремии в Швеции с комарами Aëdes cinereus (Олина). В Западной Сибири в сходных условиях были обнаружены спонтанно зараженные Ae. cinereus и Ae. excrucians (Карпов, Слинкина, Попов). Однако возможность обнаружения спонтанно зараженных переносчиков весьма варьирует от сравнительной легкости выявления инфицированных переносчиков в любое время года (например, клещи Orn. papillipes и спирохеты клещевого возвратного тифа) до узкого срока, определяемого продолжительностью пребывания возбудителя в переносчике и периодом вспышки трансмиссивной болезни, передаваемой ее переносчиком. Этим и объясняется, почему обследование на спонтанную зараженность 10 000 комаров в эндемичном очаге туляремии в дельте Дона (Романов и Данилова) и 20 000 комаров в дельте Волги (Олсуфьев и Лалазаров) дали отрицательный результат: они производились в межэпидемический период. Но в межэпидемической период Bac. tularense может быть обнаружена в клещах Dermacentor pictus, являющихся подлинными резервуарами этого возбудителя. Такое различие зависит от особенностей биологии комаров и клещей переносчиков.

Первое обнаружение спонтанной зараженности кровососущего насекомого или клеща каким-либо возбудителем должно вести к постановке специального исследования возможного нового переносчика. В одном энзоотическом очаге Западной Сибири были обнаружены взрослые Ixodes persulcatus, спонтанно зараженные возбудителем туляремии (Карпов и Попов). Эта находка вызывает необходимость изучения соответственного очага и удельного веса этого вида клеща как переносчика туляремии.

Для такого рода работ открыты два направления: отыскание спонтанно зараженных переносчиков: 1) в природе и 2) в городской обстановке, т. е. в непосредственной близости человека. Работы первого направления привели, наконец, к открытию так называемой желтой лихорадки джунглей, которая является не чем иным, как природным первоисточником той же городской формы. Из новых работ второго направления следует упомянуть про исследование Блан и Балтазара в Марокко. Во время чумной эпидемии в Аит-Иммур они обнаружили естественную зараженность чумными бактериями человеческих блох и

вшей, добытых из жилья, с платья и с трупов погибших от чумы людей. Установлено, что человеческие блохи заражаются на больных в периоде агонии, когда развивается септицемия. Блохи остаются заразительными по крайней мере 21 день и передают инфекцию укусом; их извержения могут инфицировать через слизистые оболочки в течение пяти дней. Вши, напитавшиеся чумной крови, сохраняют инфицирующую способность по крайней мере неделю; заразительны их извержения и укол, но механизм передачи должен еще быть изучен.

При всех благоприятных условиях нахождения возбудителя в переносчике дальнейшая передача им возбудителя человеку зависит от возможности нападения на него переносчика. Ознакомимся с основными моментами, касающимися этого завершающего процесса.

Наиболее важной является общая степень агрессивности переносчика, как его видовой признак, по отношению к человеку. Так, взрослые клещи Haemaphysalis concinna менее агрессивны в отношении нападения на человека, чем Ixodes persulcatus; присасывание их к телу происходит медленнее и прикрепление к коже («впиваемость») оказывается более слабым, нежели у I. persulcatus.

Благодаря этому Haem. concinna гораздо легче снять с тела, чем других присосавшихся клещей. По тропинке он передвигается со скоростью 3—12 м в час, а по лесной подстилке — 1,2—3 м в час.

Однако следует здесь же отметить, что агрессивность переносчика не является его неизменным качеством и в отдельных случаях под влиянием различных внутренних и внешних причин она может существенно изменяться. Примером внутренних причин являются степень насыщения или голодания переносчика, состояние гонотрофической гармонии и др. Внешним фактором является влияние среды.

В конечном счете нападаемость переносчика на хозяина определяется сочетанием действия многих причин; их различные комбинации ведут и к различным последствиям.

Особого рассмотрения заслуживает вопрос, что же именно привлекает кровососущих переносчиков к их хозяевам. Прежде всего следует отметить, что степень адаптации переносчиков, являющихся в то же время наружными паразитами своих хозяев, у разных видов весьма различна. Например, среди блох имеются виды, приспособившиеся к обитанию на строго определенном виде хозяина, в частности на кроте. Их антиподом являются хищные клопы сем. Reduviidae, которые питаются кровью человека, млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных и насекомых.

Для ряда переносчиков главной причиной, определяющей выбор пищи, является температура поверхности тела хозяина. Так обстоит дело у триатом; при температуре 42° С триатому можно накормить через перепонку солевым раствором с pH = 7,8. Интересно отметить, что при 37—39° С голодные нимфы триатом нападают на сытых нимф своего же вида и сосут содержимое их тела; такой канибализм продолжается, пока держится соответственная температура.

У других переносчиков на первый план выступает их обонятельная способность, которая помогает им приблизиться к подходящему хозяину. Проявляется она на каком-то предельном расстоянии переносчика от его возможного хозяина. Сравнительной тонкостью обоняния отличается клещ Ixodes persulcatus, который ощущает появление человека на расстоянии до 5 м. Даже в таежном жилье можно наблюдать приближение клещей к наблюдателю и нападение их на него. Привлекательным фактором является запах пота человека; поэтому Ixodes persulcatus в полевом открытом садке скопляются на предметах, к которым часто прикасается рука человека, например на железном крюке, на который вешают психрометр (Померанцев и Сердюкова). Клещи — переносчи-

ки крымской геморрагической лихорадки Hyalomma marginatus — при ползании по земле распознают обонянием присутствие человека на расстоянии до 1,5 м (Петрова-Пионтковская).

Однако степень обонятельной реакции у переносчика может понижаться в зависимости от его сытости, температуры, действия света и др. Комбинации таких факторов должны изучаться особо для данного вида переносчика в отношении его к определенному виду хозяина.

Большое значение имеет изучение активности целой популяции переносчиков и кровососущих насекомых по методу относительного или частично полного учета их численности во время суток и в разное время сезона их активного существования.

Наибольшая активность нападения на человека комаров — переносчиков японского энцефалита в Приморье — приходится на период лета в вечерние часы — с 7 до 10 часов вечера с максимумом между 8 и 10 часами. Наименьшая активность — с 12 часов ночи до 4—5 часов утра. Днем сравнительно спокойно, но в любой час дня при пасмурной погоде нападение комаров принимает массовый характер. Различные виды переносчиков японского энцефалита проявляют в рассматриваемом отношении различную сезонность; особенно высокая дневная агрессия Aëdes esoensis отмечается с июля до конца августа, а Culex tritaeniorhynchus — с конца августа и почти до конца сентября (Петрищева).

В южном Таджикистане на левобережье р. Вахша в конце лета температура в 7° С является нижним и 31° С верхним пределом активности нападения малярийных комаров An. superpictus и An. hyrcanus на человека при оптимуме между 13 и 19° С (Мончадский, Благовещенский, Брегетова).

Мончадский установил различные типы суточного ритма нападения комара Mansonia на человека в разных условиях. Ход кривой нарастания численности комаров зависит: 1) от температуры — активность исчезает днем и проявляется вечером и утром, 2) от освещения — усиление ее наступает после захода солнца и 3) от положения точки учета комара по отношению к месту массовых дневок.

Если рассматривать зависимость активности нападений на человека комара Aëdes caspius от температуры, то на Нижнем Пяндже в Таджикистане отмечаются следующие данные: летом максимум нападения бывает при более высоких температурах (28—30° С), осенью же — при более низких (около 25° С). Летом при температуре ниже 16° С комары этого вида на человека не нападают, а осенью нападают. Летом комары нападают при температуре выше 30° С, осенью же нападаемость прекращается при температуре 28° С (Мончадский с сотр.).

Приведенные данные являются внешними показателями условий проявления активности переносчиков в нападении их на своих хозяев. Ритм нападения переносчиков зависит от сочетания действия внешних факторов и физиологического состояния рассматриваемых особей переносчика в наблюдаемой популяции. Согласно опытам и наблюдениям Полежаева, сытые комары Anopheles maculipennis messeae с заполненным кровью желудком или с развившимся жировым телом при прочих благоприятных условиях держатся пассивно. При однородности такой популяции комаров суточный режим активности полностью выпадает. Однако в состоянии жажды комары сильно возбуждаются и могут летать даже при ярком освещении.

В целом естественный суточный ритм популяции комаров зависит: 1) от колебаний числа потенциально активных особей, находящихся под тормозящим действием дневного света и не имеющих возможности удовлетворить в данное время свои физиологические потребности, и 2) от собственного физиологического ритма, проявляющегося вечерним

возрастанием и утренним падением возбудимости (эти проявления поведения стоят также в зависимости от внешних факторов среды).

Другие переносчики, например, Ixodes persulcatus, могут нападать на человека днем и ночью, в солнечный день и в пасмурную погоду, и даже при моросящем дожде; однако при сильном смачивании растений, на которых сидят клещи, активность их нападения снижается, при продолжительных дождях, вовсе прекращается (Померанцев и Сердюкова).

Как общее заключение из всего изложенного вытекает, что феномен передачи возбудителя переносчиком является весьма многосложным процессом, осуществление которого зависит от обстоятельств, связанных с самим возбудителем, переносчиком, донором и реципиентом и с факторами внешней среды. Последние влияют прямо или косвенно на разные звенья процесса в конкретных условиях места и времени.

Естественно, что для понимания сущности процесса векторной передачи возбудителей необходим анализ обусловливающих этот процесс явлений на всех ступенях их проявления. Здесь на первый план выступают экологическое и эколого-паразитологические исследования.

В 1936—1937 гг. Дедли (Dudley) высказал мысль, что научная эпидемиология является медицинской экологией. Независимо от него и нами подчеркивалась соответствующая связь между эпидемиологией и экологией; но идея о подобной зависимости относится к гораздо более раннему времени. Еще в 1886 г. С. П. Боткин выступал на годичном акте в Военно-медицинской академии с речью на тему об «общих основах клинической медицины». В качестве основного положения этой речи Боткин выдвинул замечательную по глубине содержания мысль. Привожу в цитате: «Изучение человека и окружающей его природы в их взаимодействии с целью предупреждать болезни, лечить или облегчать — составляет ту отрасль человеческого знания, которая известна под общим именем медицины. Болеет только живой организм, и так как болезнь составляет одно из многих проявлений жизни, то изучение этой последней и должно составлять основу научной медицины».

Это — глубоко экологическое определение научной медицины. Термин экология был предложен зоологом Геккелем в 1869 г.; но это время было лишь зарождением экологии как биологической науки. Трудно предположить, что за 18 лет дух этой новой отрасли биологии проник в кругозор врачей-клиницистов; да и определение экологии как науки, данное Геккелем, подверглось впоследствии существенному уточнению. На этих основаниях я высказываю свое убеждение в оригинальности взгляда С. П. Боткина на сущность медицинской науки. Эколого-паразитологическая направленность должна стать ведущей в изучении экзогенных болезней, трасмиссивных и паразитарных.

То, что теперь называют болезнями с природной очаговостью, в своей основе прежде всего подведомственно методам эколого-паразитологических и биоценотических исследований.

Однако эпидемиология не может быть полностью подведена под ранг экологической специальности, как это делают некоторые зарубежные ученые, говорящие о социальной экологии.

Экзогенные болезни человека являются результатом действия закономерностей двоякого порядка: 1) природной основы болезни, как результата влияния на организм факторов внешней среды, и 2) действия факторов социального характера на человека, как на сочлена коллектива, в связи со степенью культурного развития, политического состояния, экономического благополучия и особенностей его труда и быта.

Поэтому экология, в собственном понимании этого понятия, должна стоять в неразрывной связи с паразитологией, как с одной из основных опор эпидемиологии,— этой комплексной науки, ведающей установлением закономерностей в развитии экзогенных болезней человека.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 4

ПОНЯТИЕ «РЕЛИКТ» В БИОЛОГИИ

Я. А. БИРШТЕЙН

Кафедра зоологии беспозвоночных Московского государственного университета

I. Введение

Проблема реликтов может считаться одной из основных проблем биогеографии. Термин «реликт» постоянно употребляется в ботанической и зоологической литературе, им оперируют при построении широких обобщений (например, «теория оттесненных реликтов»).

Однако далеко не всегда ясно, какой смысл вкладывается различными авторами в этот термин, и во всяком случае можно с уверенностью утверждать, что единого мнения по вопросу об объеме и содержании понятия «реликт» не существует. Не давая определения этого понятия, Гандлирш (A. Handlirsch [26]) указывает на возможность рассматривать реликты с точки зрения: 1) численности составляющих данную систематическую группу особей (количественные реликты), 2) занимаемого ею пространства (географические реликты) и 3) времени ее существования (реликты по происхождению). Симпсон (G. Simpson [36]) добавляет еще одну категорию, выделяемую по признаку вариабильности,— 4) таксономические реликты, т. е. группы, ранее вариабильные, а теперь представленные относительно немногими видами. Оба автора согласны с тем, что две первые и четвертая категории объединяют близкие и, как правило, взаимно обусловленные явления, но не пытаются найти основную связывающую их нить. Филогенетические реликты, по мнению Симпсона, принципиально отличаются от остальных, так как им якобы далеко не всегда свойственны сокращенный ареал, малочисленность и пониженная вариабильность.

Исследователи, пытавшиеся дать определение понятия «реликт», обычно забывали его многогранность, правильно подчеркнутую Гандлиршем, и подходили к явлению весьма односторонне.

Несмотря на наличие специальных зоологических и ботанических работ, посвященных проблеме реликтов [2, 13, 16, 23], формулировка этого основного в биогеографии понятия, как я постараюсь показать, еще далека от желательной ясности.

Различия в суждениях по вопросу о признаках реликтов позволяют наметить три группы исследователей, предлагавших тот или иной основной критерий реликтовой природы организмов. Границы между этими группами не всегда достаточно четкие, так как, помимо основного ведущего признака, для определения понятия нередко привлекаются и другие признаки в качестве второстепенных.

II. Таксономический критерий

Первые зоологи, оперировавшие термином «реликт», подходили к явлению прежде всего с позиций систематики, учитывая родственные отношения изучаемых форм, а затем для объяснения их распростране-

ния привлекали данные палеогеографии. Именно так поступил Ловен (S. Loven [30]), впервые употребивший этот термин в зоологической литературе. Он обнаружил в озерах Ветерн и Венерн четыре вида ракообразных морского происхождения и в том числе мизиду, описанную им в качестве нового вида под названием Mysis relicta. Для объяснения нахождения в указанных озерах животных морского происхождения Ловен использовал геологические данные о морских послеледниковых трансгрессиях, захватывавших озера Ветерн и Венерн, и рассматривал найденных им ракообразных как остатки фауны отступившего впоследствии моря. Считая, по всей вероятности, вполне понятным термин «реликт», Ловен не останавливается на его толковании.

На сходную позицию встал впоследствии Везенберг-Лунд (C. Wesenberg-Lund [41]), значительно сузив, однако, первоначальное толкование Ловена. Он совершенно отказался от учета географических моментов и ограничился установлением родственных отношений тех или иных животных. Согласно Везенберг-Лунду, морскими реликтами в пресных водах следует считать все формы морского происхождения, независимо от способа и времени их вселения. Иогансен (A. C. Johansen [28]) предложил подходить к установлению природы организмов гораздо строже и считать реликтами только тех животных, ближайшие предки которых точно установлены палеонтологически.

Прямыми последователями Ловена можно считать также тех геологов и географов, которые имели дело с реликтовыми организмами. Для этих исследователей реликтовая фауна, понимаемая ими, согласно Ловену, как остаток морской фауны, представляла интерес не сама по себе, а исключительно в качестве показателя морского происхождения того или другого водоема. Термин «реликтовое озеро» был предложен Пешелем (O. Peschel [32]) в 1875 г. для озер, являющихся остатками морского водоема и обязательно содержащих морских животных-реликтов.

Также подходит к реликтовой фауне целый ряд геологов (Кольбрунер, Рютимейер, Зупан и др.) и в том числе Неймайр. По Неймайру [14], эта «реликтовая фауна» позволяет с несомненностью заключить, что упомянутые озера были когда-то частью моря и что население их является остатками первоначальной морской фауны. Такие озера носят в свою очередь название «реликтовых», или «остаточных». Креднер (R. Credner [22]) предложил более широкое понимание реликтовых озер, основываясь исключительно на геологических данных и не считаясь с присутствием или отсутствием в них морских элементов фауны, поскольку морские животные могут распространяться активно и попадать в озера, вовсе не связанные в своем происхождении с морем.

По отношению к озерам взгляды Креднера представляются правильными. По отношению к животным цитированные только что авторы подчеркивают лишь их родство или сходство с морскими формами, т. е. учитывают только одну особенность реликтовых форм. На этом же признаке основывается определение реликтовой фауны, предложенное выдающимся советским геологом Н. М. Страховым [18]: «Реликтовой (или остаточной) фауной вообще называется фауна, которая по составу своему сходна не с господствующей в данный момент на земле фауной, а с фауной, которая господствовала некоторое время тому назад и к данному моменту на большинстве участков земной коры уже вымерла». Применение этого определения для исследователя современной фауны оказывается почти невозможным из-за крайней скудности палеонтологических материалов. Кроме того им трудно пользоваться в тех случаях, когда объектом исследования являются не целые фауны, а отдельные виды, особенно если это молодые реликты, как, например, Mysis oculata var. relicta и др.

Ограниченный систематико-морфологический подход к понятию реликта вызвал довольно справедливую критику со стороны Экмана (Sv. Ekman [23]). По мнению Экмана, основным критерием, решающим вопрос о реликтовом характере того или иного организма, является способ его распространения. «Вид является в данной области реликтом в том случае, когда его существование там можно понять только так, что он сам или его предок заселил данную область при естественных условиях, чуждых современным» [23]. Нетрудно видеть, что это определение является выражением экологического подхода к проблеме реликтов, поскольку ударение делается на условиях существования организма. Следует также отметить, что такое понимание термина не охватывает огромного количества фактов, имеющих самое непосредственное отношение к обсуждаемой проблеме. Прежде всего выпадают многочисленные случаи сохранения древних форм при относительно неизменных условиях существования — в пещерах, на больших океанических глубинах, в некоторых биотопах тропиков и пр. Далее, приняв это определение, приходится предположить, что реликтовый организм неизбежно должен изменить всю свою экологию, так как иначе он окажется неприспособленным к современным условиям существования. Иными словами, приходится приписывать реликтам повышенную экологическую лабильность, что противоречит многочисленным фактам.

Подходя к проблеме реликтов с экологической точки зрения, Экман находит нужным изменить трактовку еще одного важного биогеографического понятия — «псевдореликта». Под псевдореликтами Натгорст (A. Nathorst [31]) предложил понимать виды, которые, сделавшись реликтами в другом месте, в данную область попали вторично, уже будучи реликтами; такое представление весьма прочно укоренилось в фитогеографии. Экман и к этому понятию применяет экологические критерии, считая псевдореликтами виды, не являющиеся реликтами в данной местности, а заселившие ее вновь, но только при иных условиях, чем современные. Реликты и псевдореликты противопоставляются автоиммигрантам, под которыми Экман понимает виды, способные заселять данную область при современных условиях.

В. М. Рылов [16] уже отметил, что изменение предложенного Натгорстом понимания термина «псевдореликт» понадобилось Экману, по-видимому, для того, чтобы применить его к формам, длительно существующим в относительно неизменных условиях, в частности к так называемым ледниковым реликтам в высокогорных озерах, которые В. М. Рылов склонен считать настоящими реликтами.

В самом деле, при сопоставлении даваемых Экманом определений реликтов и псевдореликтов бросается в глаза очень большая близость этих понятий, объединяемых обязательным для обеих категорий заселением из ареала при иных, чем сейчас, условиях. Разница сводится лишь к тому, что псевдореликты, попав в данный водоем при несходных с современными условиях, могут затем обитать в неизменной среде, а реликты формируются при изменении среды, что является непременным условием их становления. Экман возражает против признания реликтами глубоководных обитателей субальпийских озер, так как в этих водоемах «не происходило никаких изменений естественных условий, которые могли бы их (этих животных.— *Я. Б.*) сделать реликтами». С этой точки зрения ни пещерная, ни океаническая глубоководная фауны не могут считаться реликтовыми (да и псевдореликтовыми), несмотря на высказывания занимавшихся ими исследователей. Так, например, Кларк (A. H. Clark [21]) находит возможным говорить о глубоководной фауне как о реликтовой, что справедливо также и по отношению к пещерной фауне [6], да и сам Экман [24] называет реликтами биполярные фор-

мы, а также считает тропические виды в Средиземном море и Атлантическом океане реликтами Тетиса, хотя ни те, ни другие не пережили резких изменений среды.

Наряду с явным и совершенно искусственным ограничением применения понятия «реликт», построения Экмана страдают еще одним, не менее существенным недостатком. Посвятив много места аргументации целесообразности применения экологических показателей для определения реликтовости тех или иных видов, Экман не разъясняет, в чем заключается эта, по его выражению, «реликтовая природа» (Reliktennatur) организма. Он ограничивается лишь указанием на обязательное ее возникновение при меняющихся условиях.

Любопытно, что, вернувшись ровно через 20 лет к формулировке понятия «реликт» в своей книге «Tiergeographie des Meeres», Экман [24] на первое место ставит географический признак — обязательное обитание вида изолированно от главной области его обитания,— только дополняя его цитированным выше экологическим положением. Однако это не устраняет отмеченных дефектов.

Согласно В. М. Рылову [16], под реликтом «мы подразумеваем остаток, в зоогеографии — остаток фауны, в прежние геологические эпохи (или эпоху) имевшей более обширное распространение и сохранившейся в данное время лишь в некоторых местах». Это определение, как отмечает его автор, является чисто географическим и чрезвычайно близко к определению, данному несколько ранее Л. С. Бергом и Н. Гофстеном (см. ниже). Реликт, в этой формулировке, определяется ареалом.

Однако далее В. М. Рылов становится на экологическую точку зрения, переходя к обсуждению условий сохранения реликтовых форм в изолированных местонахождениях вне главной области их распространения. По его мнению, такое сохранение могло произойти вследствие двух принципиально различных причин: данная форма или приспособилась к изменившимся условиям существования и в таком случае должна именоваться адаптивным реликтом, или условия существования остались неизмененными со времени предыдущей геологической эпохи и сохранившиеся вместе с ними животные (и растения) могут быть названы консервативными реликтами.

Отсюда следует, что только «адаптивные реликты» В. М. Рылова отвечают понятию реликтов в смысле Экмана, так как только они заселили данную область «при естественных условиях, чуждых современным». Однако В. М. Рылов резонно полемизирует с Экманом, доказывая правомерность отнесения к категории реликтов и тех форм, которые продолжают существовать при неизменных условиях (консервативных реликтов).

В. М. Рылов отмечает, что между предложенными им категориями встречаются все переходы и что отнесение какой-либо формы к той или иной категории зависит от того, какой фактор внешней среды будет подвергнут анализу. В конкретном случае ледниковоморских реликтов относимые к ним формы (Mysis oculata relicta, Limnocalanus grimaldii macrurus и др.) являются адаптивными реликтами по отношению к солености и консервативными по отношению к температуре. Возникает вопрос, какой же фактор следует считать руководящим при отнесении исследуемого вида к той или иной категории. В. М. Рылов склонен выбирать те факторы, которые связаны с происхождением данного организма, например для морских реликтов в пресноводных водоемах — соленость, а для арктических реликтов — температуру. Следовательно, первые целиком попадают в категорию адаптивных, а вторые — в категорию консервативных реликтов. Нетрудно, однако, заметить, что подобный выбор руководящего фактора является совершенно произвольным. Мы не знаем, насколько значительную роль играла тем-

пература при формировании ледниковоморских реликтов и не можем с уверенностью отводить ведущее место в этом процессе солености. Кроме того, совершенно очевидно, что любой организм обладает способностью переносить известные колебания любого фактора внешней среды в определенных пределах, и никем не доказано, что эвригалинность ледниковоморских реликтов больше, чем их эвритермность.

Произведенные Е. В. Боруцким [7] экспериментальные исследования факторов, определяющих распространение такого типичного, чисто пресноводного ледникового реликта, как Bryocamptus arcticus (Lill.), показали, что ведущую роль в этом случае играют особенности химизма воды, а не температура. Приходится, следовательно, считать его реликтом, адаптивным по отношению к температуре и консервативным по отношению к химизму воды, что противоречит установкам В. М. Рылова. Вряд ли можно сомневаться в том, что аналогичные работы по экологии других ледниковых реликтов выявят самые разнообразные факторы, лимитирующие их распространение, и поставят под вопрос универсальность температурного фактора.

Итак, я не вижу серьезных оснований к противопоставлению друг другу адаптивных и консервативных реликтов. Любой реликт и, вероятно, любой организм оказывается в одно и то же время и адаптивным и консервативным в зависимости от того, влияние какого фактора внешней среды будет подвергнуто исследованию. По отношению к факторам, лимитирующим распространение, все организмы, очевидно, оказываются консервативными, по отношению к прочим факторам — более или менее адаптивными, в зависимости от экологической валентности вида. Различия между отдельными видами в этом отношении количественные, зависящие от степени экологической валентности. Таким образом, экологический подход В. М. Рылова к проблеме реликтов не помогает ее разработке.

По Шретеру (C. Schroeter [35]), реликтовый ареал характеризуется тем, что его заселение должно было происходить при ранее существовавших условиях, иных, чем сейчас. Согласно Штоллеру (J. Stoller [37]) и Вангерину (W. Wangerin [40]), напротив, условия существования в реликтовом ареале должны оставаться неизменными с момента проникновения в данный район реликтового вида.

Ставя во главу угла проблему отношения реликта к окружающим условиям, некоторые исследователи делают из своих определений довольно странный вывод, противоречащий всем общепринятым представлениям. Они признают возможность существования неприспособленного к среде организма. По мнению Шретера [35], реликтовое растение должно находиться в дисгармонии со своими современными условиями обитания. Е. В. Вульф [8] считает реликтовым видом «остаток древней флоры или древнего рода, когда-то широко распространенного и находившегося в полной гармонии со своими условиями обитания, в настоящее же время ему большей частью не вполне соответствующими». П. П. Сушкин [19] полагает, что «присутствие организма в экологически чуждой ему обстановке может служить веским указанием на реликтовый характер этого нахождения» и что «факты распространения, не объясняемые современными условиями или существующие вопреки им, мы можем объяснить только как реликт». Завершением этой линии рассуждений можно считать формулировку И. И. Пузанова [15]: «Реликтами в биогеографии называются формы животных и растений, организация и ареалы которых находятся в явном несоответствии с окружающей их неорганической и органической средой».

Нелегко представить себе реально такие организмы, и, вероятно, Пузанов испытал бы немалые затруднения, если бы внимательные ученики попросили его привести конкретные примеры реликтов в его пони-

мании. Ведь приспособленность организмов к среде, иными словами целесообразность их строения и отправлений, по справедливому выражению К. А. Тимирязева, является той основной чертой, которая поражает нас при изучении органического мира («Исторический метод в биологии», стр. 77), и, как указал, между прочим, Маркс в письме к Лассалю, дарвинизм можно считать «рациональным объяснением естественной целесообразности».

Поскольку в высшей степени трудно допустить возможность существования животных и растений, организация которых находится в явном противоречии со средой, подобные экологические критерии определения реликтов приходится считать несостоятельными.

IV. Географический критерий

При использовании географического критерия реликтовой природы организмов изучение ареалов приобрело в некоторых случаях совершенно самодовлеющее значение. Ареал оказался оторванным от населяющего его вида, и проблема реликтов расщепилась на независимые друг от друга проблему реликтового вида, для решения которой применялись таксономический и экологический методы, и проблему реликтового ареала, разрешаемую с помощью географического метода. Шретер считает необходимым отличать реликтовые систематические единицы от реликтовых ареалов, так как, по его мнению, между этими понятиями может и не быть соответствия. Он предлагает называть реликтовые систематические единицы рестанцами, а термин «реликт» применять только по отношению к ареалам. Для реликтового ареала, по Шретеру [35], характерны пространственная ограниченность, постепенно идущее сокращение, редкость занимающего его вида и географическая или экологическая преемственность с момента появления в нем населяющего ареал вида.

Взгляды Шретера были приняты некоторыми советскими ботаниками, в частности Е. В. Вульфом. В одной из своих последних работ он также указывает на возможность понимания термина реликт в двух смыслах — систематическом и географическом, отдавая предпочтение последнему. Согласно определению Е. В. Вульфа, «под реликтовым видом следует понимать остаток более или менее древней флоры, имеющей реликтовый ареал, занимаемый им в момент вхождения в состав означенной флоры...» Таким образом, в таком понимании «реликтовый вид» является понятием географическим, связанным с историей расселения вида и независимым от того, является ли данный вид систематически изолированным остатком древнего рода или нет. Для таких систематически изолированных видов следует применять другой термин, называя их, например, согласно предложению Шретера, «рестанцами». Е. В. Вульф [9] характеризует реликтовый ареал как остаток более обширного ареала, сформировавшегося при ранее существовавших условиях, часто иных, чем современные. Е. В. Вульф склонен приписывать реликтам определенный возраст, но, подходя и к этому вопросу с узко географической точки зрения, он предлагает принимать возраст реликта не с момента возникновения данного вида, а со времени вхождения его в состав изучаемой флоры. Продолжая эту мысль, приходится, очевидно, признать, что какой-либо вид как реликт может быть, например, ледниковым, а как рестанец — третичным. Далее Е. В. Вульф указывает на возможность такого положения, когда какой-либо вид оказывается реликтовым только в части своего ареала. Таким образом, понятия «реликтовый вид» и «реликтовый ареал» разрываются и во времени, и в пространстве.

Не говоря уже о том, что термин «реликт» впервые был применен к виду, а не к его ареалу, следует указать на недопустимость такого

отрыва. Эволюционное развитие вида неразрывно связано с географическим развитием его ареала, отображающим те подчас весьма сложные взаимоотношения, которые возникают у данного вида с другими видами и неорганической средой. Поэтому формирование ареалов нельзя понять вне эволюции населяющих их видов, и никаких особых законов, управляющих ареалами, не может существовать.

А. А. Гроссгейм [10] не разделяет воззрений Шретера и Вульфа и считает правильным называть реликтами систематические единицы, а не их ареалы. Он склонен толковать понятие «реликт» довольно широко, применяя его не только к видам, принадлежащим к прошлой для данной местности флоре, но даже к происходящим от таких древних аборигенов формам. Для расчленения этого общего понятия Гроссгейм обращается к ареалам и, основываясь на их судьбе, различает среди реликтов виды, сокращающие свой ареал, которые он именует «евреликтами», и виды с постоянным или расширяющимся ареалом, которые он предлагает называть «адаптантами». Реликтам Гроссгейм противопоставляет «совокупность элементов современной флоры», обозначая их термином «рецenты». Среди рецентов также могут быть виды с сокращающимся ареалом — «рецenты-деграданты» — и виды с расширяющимся ареалом — «евреценты». При этом Гроссгейм протестует против представления об обязательной индигенности реликтов и считает ненужным термин «псевдореликт» в понимании Натгорста.

Мне кажется, что развиваемые Гроссгеймом соображения в значительной степени стирают грань между реликтами и нереликтами. Это обстоятельство, повидимому, несколько смущает и автора разбираемого построения. Он пишет: «Далеко не всегда с полной точностью и определенностью можно провести границу между реликтами и рецентами данной флоры; это зависит и от малой изученности флоры... и от той ботанико-географической конвергенции, каковая наблюдается в рядах евреликты — рецenты — деграданты и евреценты — адаптанты». Однако нетрудно заметить, что последовательное применение терминов Гроссгейма к конкретному материалу заставляет поставить под сомнение возможность существования в природе рецентов. Если, как думает Гроссгейм, реликтами должны считаться все виды растений, происходящие от древних флор, то нереликтов вообще не может быть, поскольку преемственность происходящих друг от друга видов неоспорима. Отрицание обязательной индигенности реликтов предоставляет полную возможность относить к этой категории решительно все виды данной флоры или фауны. В самом деле, в составе флоры или фауны любой местности можно различать древние консервативные формы, развившиеся от них на месте молодые виды и пришлые элементы разного возраста, но обязательно происходящие от каких-то более древних форм. Ко всем этим категориям можно, очевидно, применять термин «реликт» в расширительном толковании Гроссгейма. В частности, любой вид, происходящий от древних предков, для данной местности должен считаться реликтом и не перестает им быть, переселившись в другую местность.

Гроссгейм не ограничивается делением реликтов на адаптантов и евреликтов. Среди последних он различает еще несколько более мелких категорий, которые отличаются друг от друга по степени реликтовости и совпадают частично с предложенными в свое время Шретером [35] (реликты эдафические, ценологические, климатические, географические). Таким образом, Гроссгейм пользуется всеми намеченными выше критериями реликтовости: к определению реликтов он применяет таксономический критерий, разделяет их на евреликты и адаптанты с помощью географического критерия и систематизирует евреликты, используя экологические критерии; иными словами, он подходит к категориям разного

ранга с разных точек зрения, но не пытается рассмотреть какую-нибудь категорию всесторонне.

Несмотря на отмеченные недостатки, в работе Гроссгейма содержится немало ценных мыслей. Ареал в его представлении является отражением эволюционного развития вида и не приобретает самодовлеющего значения, как в построениях Шретера и Вульфа. Формальный подход к изучению ареала, без учета специфики эволюционного развития вида, может привести, как следует из определения Гроссгейма, к смешению противоположных понятий «реликт» и «рецент». Кроме того, Гроссгейм совершенно правильно подчеркивает относительность понятия «реликт», указывая на реально существующие в природе различные степени реликтовости.

Попытку сочетать географический и систематический критерии понятия «реликт» делает также В. В. Алехин [1]. Повидимому он считает возможным в одних случаях применять географический, а в других — систематический метод доказательства реликтовой природы растений. Сначала он определяет реликты как виды с сократившимся ареалом, но несколькими строками ниже указывает на существование реликтовых видов, не имеющих реликтового ареала. Это противоречие объясняется тем, что в случае невозможности палеонтологически доказать происшедшее сокращение ареала, Алехин рекомендует пользоваться систематическим методом, считая реликтами виды, занимающие изолированное положение в системе.

Как видно, Алехина не смущает несовпадение выводов, к которым приводит применение обоих методов; к тому же остается неясным, какой из них следует считать более доказательным.

Чрезвычайно четкую и довольно удачную формулировку понятия «реликт» дал в 1916 г. Л. С. Берг [2], основываясь исключительно на характере ареала, как единственном признаке реликтов. «Реликты есть такие подвиды и виды (и, конечно, более высокие таксономические единицы), которые сохранились в изолированных местах вне главной области (современного или геологического) распространения данного подвида, вида, рода и т. д., причем относительно промежуточной области можно предположить, что здесь рассматриваемая форма когда-то жила, но затем вымерла. Если данный организм находится в изолированном местонахождении благодаря активной или пассивной миграции, то в этом случае мы не говорим о реликте». Весьма сходное определение понятия «реликт» содержится в работе Гофстена (N. Hofsten [27]).

Эти формулировки, предлагая известный признак, позволяющий по характеру ареала считать тот или иной вид реликтом, не задаются целью определить существо понятия. Кроме того, их трудно применить к таким древним консервативным видам, которые продолжают обитать в течение долгого времени в пределах исконной области своего распространения, как, например, Lingula и некоторые другие океанические формы. Не совсем понятно, кроме того, что, собственно, следует разуметь под «главной» областью распространения, и приводимый Бергом пример не устраняет возникающего недоумения: «Северо-американская пресноводная рыба Amia (вид: A. calva) есть реликт в отношении распространения этого рода в третичное время, когда представители рода Amia были широко распространены в Европе, Азии и Америке». Мы имеем дело в данном случае с сокращением ареала распространения, причем нет основания считать Европу и Азию главной областью распространения Amia, а Америку нет.

V. Формулировка понятия

Подводя итог этому краткому обзору, я прихожу к заключению об отсутствии в литературе удовлетворительного определения понятия

«реликт». Разбор отдельных суждений по этому поводу позволяет использовать некоторые правильно подмеченные цитированными авторами особенности реликтов и в то же время выясняет требования, которые следует предъявить к формулировке этого понятия. Надо, очевидно, прежде всего определить сущность этого понятия, а затем указать признаки, на основании которых можно отличать реликты при конкретных исследованиях.

В соответствии с буквальным значением этого слова под реликтами следует понимать остатки прежних фауны и флоры. Отсюда следует, что, во-первых, реликтовые виды и другие систематические единицы сравнительно мало изменились с отдаленных времен, т. е. характеризуются замедленным темпом эволюции, и, во-вторых, близкие им формы исчезли, будучи вытеснены более прогрессивными видами или уничтожены неблагоприятными условиями абиотической среды. Факты сохранения в мало измененном состоянии древних форм были отмечены в свое время Дарвином [11], указавшим и на условия, благоприятствующие этому. В «Происхождении видов» сказано: «Но будут ли виды, уступившие свои места другим, измененным и усовершенствованным видам, принадлежать к тому же самому или иному классу, немногие из числа уступивших могут иногда сохраниться на продолжительное время благодаря тому, что они приспособляются к каким-нибудь особенным условиям жизни, или благодаря тому, что они занимают удаленную и изолированную область, где они избегли сильной конкуренции. Например, некоторые виды Trigonia, рода раковин, обширно распространенного во вторичных формациях, сохранились в австралийских морях; немногие представители большой и почти вымершей группы ганоидных рыб до сих пор живут в наших пресных водах». Вот эти-то «уступившие», т. е. побежденные в борьбе за существование, но дожившие при определенных условиях до наших дней виды и следует, как мне кажется, именовать реликтами.

Эти простые установки, базирующиеся на своеобразии эволюции реликтов, позволяют без труда наметить основные признаки, характеризующие реликтовые формы в систематическом, географическом и экологическом отношении. Исходя из второго тезиса только что приведенного определения и указания Дарвина на сохранение «немногих из числа уступивших», следует принять, что реликтовые виды (и более высокие систематические единицы) относятся к родам и семействам, насчитывавшим в прежние геологические эпохи значительно большее число видов (и родов), чем сейчас. Ареал распространения реликтовых форм есть остаток или остатки более обширного ареала, занимавшегося данным видом или родом в прежние геологические эпохи, поскольку мы имеем дело с формами, «уступившими свои места другим». Реликты узко приспособлены к определенным, специфическим условиям существования, что и является одной из причин сокращения их ареалов и, вообще, поражения в борьбе за существование. В отличие от Экмана, я не вижу никаких оснований к тому, чтобы остерегаться приписывать реликтам определенный геологический возраст, и считаю, что возраст реликта определяется временем формирования данного вида, рода и т. д. Понятие реликта относительно: разные виды могут быть реликтовыми в разной степени.

Теснейшая взаимосвязь между снижением темпа эволюционного процесса и сокращением ареала распространения не подлежит сомнению. Еще Уолес (A. Wallace [39]) в своей первой работе отметил существование обратной зависимости между постоянством видов и обширностью занимаемого ими пространства. Дарвин также указал на влияние величины ареала на темп эволюции населяющего его вида. Говоря о значении изоляции, он, между прочим, утверждал, что «если изоли-

рованная площадь будет очень мала... общая численность ее обитателей будет мала и это замедлит образование новых видов посредством естественного отбора, так как уменьшатся шансы на появление благоприятных изменений».

«Я прихожу к заключению, — пишет далее Дарвин, — что хотя малые, ограниченные области, в известном смысле, и представлялись крайне благоприятными для образования новых видов, но, тем не менее, в обширных областях изменения, в большинстве случаев, совершались быстрее и, что еще важнее, формы, вновь образовавшиеся на больших территориях и уже победившие многих соперников, были более способны к широкому расселению и следовательно к образованию наибольшего числа разновидностей и видов».

Дарвин констатировал чрезвычайно важный факт сохранения в пресных водах «живых ископаемых», объяснив его малой величиной пресноводных водоемов по сравнению с океаном и сушей и, как следствие этого, более медленным темпом эволюции пресноводных форм, благодаря «менее разнообразной и следовательно менее ожесточенной конкуренции». И действительно, насыщенность реликтами именно пресноводной фауны по сравнению с морской и сухопутной может считаться твердо установленной.

Теоретические расчеты Фишера (R. Fisher [25]) привели его к выводу о пропорциональности между эффективностью селекции и варианцей (σ^2) рассматриваемого вида, откуда следует, что при большей численности популяции она будет эволюционировать быстрее.

Райт (S. Wright [42, 43]) подверг специальному математическому анализу вопрос о связи между темпом эволюции и размерами популяции и выяснил, что в небольших популяциях эволюция должна итти медленнее, чем в популяциях среднего размера.

Кинси (A. Kinsey [29]) исследовал две категории видов галловых ос (Cynips), из которых одна категория объединяет виды с небольшими (в среднем — 4600 кв. миль), а другая — виды с обширными (в среднем 300 000 кв. миль) ареалами. Оказалось, что виды первой категории на 80% отличаются высокой степенью константности своих признаков, а виды второй категории, наоборот, на 80% весьма вариабильны. По мнению Кинси, «эта большая разница в размерах видовых популяций является первичной основой различий их эволюционной истории».

Непосредственные причины замедления эволюционного процесса вследствие уменьшения ареала распространения, повидимому, довольно сложны. В этом отношении весьма интересны выводы, к которым приходит Р. Л. Берг [4], сравнивая мутабильность диких популяций Drosophila melanogaster разного размера. Выяснилось, что в небольших изолированных популяциях мутабильность очень низка. Наиболее мутабильны обширные популяции, расчлененные на отдельные неполно изолированные микропопуляции. Снижению мутабильности той или иной популяции соответствует повышение доминантности нормальных признаков. Таким образом, в силу высокой доминантности нормы, малые изолированные популяции оказываются весьма стабильными по всем своим признакам. Эти различия между малыми и большими популяциями объясняются тем, что высокая степень мутабильности могла выработаться только в результате межгрупповой борьбы за существование, как групповое приспособление, полезное для данной группы в целом, но вредное для известной части составляющих ее особей. В пределах одной небольшой изолированной популяции такой борьбы не происходит, доминантность нормы высока и популяция длительно сохраняется неизменной.

Между тем наиболее благоприятно для перспектив прогрессивной

эволюции некоторое оптимальное соотношение между мутабильностью и доминантностью.

В этом свете Р. Л. Берг [3] пересматривает положения Н. И. Вавилова и его школы о приуроченности центров происхождения культурных растений к горным районам, где обитают наиболее примитивные формы тех или иных пород. Согласно Р. Л. Берг, «если изоляция ведет к понижению мутабильности, сохранение примитивной формы в горах может зависеть от потери наследственной пластичности изолированной популяцией». Подтверждение этого положения Р. Л. Берг видит в данных А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой [17] по кариологическому анализу флоры острова Колгуева. Эти авторы показали, что из трех разнородных групп растений, произрастающих на острове Колгуеве, широко распространенные бореальные и арктические виды оказываются в значительной степени или поголовно полиплоидами. Наоборот, среди аркто-альпийских видов, обладающих разорванными и ограниченными ареалами, процент полиплоидов довольно низок (36%).

Таким образом, уменьшение ареала распространения того или иного вида, связанное, как правило, с уменьшением его численности, неизбежно приводит к замедлению темпа его эволюции. Не менее очевидно, однако, что, выступая в качестве закономерного следствия уменьшения ареала распространения, замедление темпа эволюции может явиться и причиной этого уменьшения. В самом деле, изменяющиеся медленнее виды в борьбе за существование, согласно принципу Тейлора, будут вытесняться эволюционирующими более быстрым темпом, и ареал распространения первых должен начать сокращаться. Это сокращение по изложенным выше соображениям вызовет дальнейшее замедление темпа эволюции, т. е. будет усугублять реликтовость видов.

Симпсон [36] возражает против необходимости приписывать замедленный темп эволюции реликтам, как группам с сократившимся ареалом распространения. По его мнению, каждой «линии» свойственен определенный, характерный темп эволюции. При этом каждая линия проходит начальную фазу небольшого ареала, затем следует фаза расселения по обширному ареалу и, наконец, фаза сокращенного ареала. Следовательно, быстро эволюционирующие группы стремятся скорее стать реликтами, чем медленно эволюционирующие. С другой стороны, «древняя группа скорее будет в фазе сокращенного ареала, чем молодая... и окажется тем самым географическим реликтом потому, что она старая, а не потому, что она замедленно эволюционирует».

Высказанные Симпсоном взгляды вызывают некоторые сомнения. Прежде всего остается недоказанной неизменность темпа эволюции «линий». Гораздо лучше согласуется с фактическим материалом представление об изменениях темпа эволюции, определяемых переменами интенсивности естественного отбора в пределах каждой данной линии на протяжении ее геологической истории. Точно так же и сокращение ареала распространения трудно рассматривать просто как неизбежно наступающую фазу эволюции любой линии. На самом деле оно происходит, как правило, вследствие борьбы за существование с другими организмами, причем очевидно, что эволюционирующие более быстрыми темпами линии окажутся в преимущественном положении.

Итак, реликтами я предлагаю называть сохранившиеся в малоизмененном состоянии остатки фаун (и флор) прошлых геологических эпох, характеризующиеся замедленным темпом эволюции, принадлежащие к ранее более многочисленным систематическим группам, населяющие ограниченный ареал (или ареалы), являющийся частью ранее более обширного ареала, и узко приспособленные к определенным, большей частью специфическим условиям существования, мало изменившимся со времени формирования рассматриваемых систематических единиц.

В этом определении не содержится ничего принципиально нового, и отдельные заключающиеся в нем положения уже указывались предыдущими авторами. Однако мне кажется, что в предлагаемой трактовке проблема реликтов выступает прежде всего как эволюционная проблема и, как таковая, она требует всестороннего подхода с позиций различных наук — систематики, палеонтологии, экологии и биогеографии. В идеале только синтез добытых всеми этими науками фактов может разрешить проблему замедленной эволюции побежденных в борьбе за существование форм, доживших до нашего времени, т. е. реликтов в понимании Дарвина (не пользовавшегося этим термином).

VI. Методы исследования

На практике, особенно в отношении пресноводной и солоноватоводной фауны, область применения палеонтологии оказывается в высшей степени ограниченной, в связи с ужасающей неполнотой геологической летописи. Поэтому строгие требования обязательного палеонтологического подтверждения реликтового характера тех или иных форм, предъявленные Иогансеном, Штоллером и Алехиным [28, 37, 1], в подавляющем большинстве случаев выполнить невозможно. Задачи палеонтологии, в частности установление древности разбираемых форм и вытекающие отсюда соображения о темпе их эволюции, перекладываются на биогеографию, вынужденную решать, кроме того, и свои собственные задачи. Такая двойная нагрузка выдвигает биогеографию на первое место среди наук, призванных разрабатывать проблему реликтов.

Основным методом, позволяющим биогеографу установить геологический возраст того или другого вида, рода и т. д. при отсутствии палеонтологических данных, является метод анализа разорванных ареалов. В качестве примера применения этого метода можно привести хотя бы исследования Реми (P. Remy [33]) и Шелленберга (A. Schellenberg [34]), посвященные высшим ракообразным острова Мадера. Оказалось, что на этом острове обитает особый подвид итальянского водяного ослика (Asellus italicus perarmatus) и подземный бокоплав, известный из грунтовых вод Алжира, северной Испании и восточного побережья Адриатического моря (Pseudoniphargus africanus). Отстоящая сейчас на 545 км от Африки и на 800 км от Европы Мадера, вместе с островами Азорскими и Зеленого Мыса, отделилась от материка до конца миоцена. Это дает возможность Реми и Шелленбергу датировать возраст обоих видов по крайней мере миоценом, причем с тех пор бокоплав не изменился совсем, а водяной ослик образовал только подвид. С этих же позиций, как мне кажется, следует подходить и к неоднократно упоминавшейся Mysis oculata relicta. Она является реликтом постольку, поскольку можно утверждать, что со времени проникновения в обитаемые ею озера, т. е. с вюрмского оледенения, она эволюционировала достаточно медленным темпом, мало отклонившись от родоначальной формы (до степени варietета).

Отсюда ясно, какое большое значение приобретают для разрешения проблемы реликтов случаи разрывов ареалов. Не являясь обязательным признаком реликтовой природы видов, они указывают на возможное сокращение первоначального ареала и иногда позволяют судить о темпе эволюции населяющих такие ареалы организмов.

Однако исследование конкретных причин снижения темпа эволюции, сокращения ареала распространения и вообще поражения в борьбе за существование реликтовых видов не может производиться биогеографическими методами и относится к компетенции описательной и экспериментальной экологии. К сожалению, в этом направлении сделано немного. В общей форме значение некоторых факторов для темпа эволюционного процесса рассмотрено недавно И. И. Шмальгаузеном [20].

Наконец, совершенно очевидно, что базой всей работы над реликтами должна служить систематика, устанавливающая родственные отношения изучаемых форм как с ныне живущими, так и с ископаемыми организмами.

VII. Пределы применения понятия

Приложение сформулированных принципов к конкретному материалу заставляет поставить вопрос о том, насколько глубоко реликтовость пронизывает всю эволюцию той или иной группы. Анализ соответствующего материала показывает, что реликтовый род может включать наряду с реликтовыми видами и нереликтовые. Более того, реликтовый род, или более крупная таксономическая единица, может быть представлен только нереликтовыми видами. Очевидно, в этих случаях эволюция родов и видов измеряется разными масштабами. Длительно задерживаясь на одном уровне высоты организации, какой-либо род, семейство или отряд в порядке адаптивной радиации может распадаться на значительное количество сравнительно быстро изменяющихся нереликтовых видов. В качестве соответствующего примера можно привести отряд сумчатых млекопитающих.

Этот отряд в целом следует безусловно считать реликтовым, поскольку в предшествующие геологические эпохи он имел значительно более широкое распространение и включал значительно больше представителей, чем в настоящее время; наряду с этим он сохранил свои древние примитивные морфологические особенности, т. е., как отряд, эволюционировал замедленно. Тем не менее в пределах своего современного остаточного ареала, в особенности в Австралии, сумчатые за сравнительно короткий срок подверглись интенсивной адаптивной радиации, причем в течение четвертичного периода сформировался эндемичный подотряд двурезцовых.

Многие из молодых быстро эволюционирующих видов сумчатых расширили ареал распространения, вытеснив своих конкурентов. Мне кажется, что нет никаких оснований считать такие виды или подотряд двурезцовых реликтовыми, несмотря на несомненную реликтовость всего отряда сумчатых в целом.

Не менее показательным примером является мечехвост Limulus, единственный доживший до наших дней представитель класса Xiphosura, достигшего своего расцвета в верхнем силуре. Род Limulus в ископаемом состоянии известен из триаса и, следовательно, может считаться весьма древним реликтом. Четыре современные вида этого рода населяют мелководья восточного побережья тропической Америки, Молуккских и Зондских островов и южной Японии. Ареалы отдельных видов сплошные, численность особей каждого вида весьма значительна, ни один современный вид не был найден в ископаемом состоянии, так что древность современных видов остается неизвестной. Все это не позволяет уверенно квалифицировать виды Limulus как реликтовые; между тем реликтовость рода не вызывает никаких сомнений.

Можно было бы привести значительное количество аналогичных примеров, но я ограничусь еще только одним, показывающим возможность объединения в один род реликтовых и нереликтовых видов. Наши речные раки (род Astacus) относятся к трибе Nephropsidea, включающей четыре современных семейства: семейство речных раков северного полушария Astacidae, два семейства речных раков южного полушария — Parastacidae и Austrastacidae и, наконец, одно семейство омаров — Nephropsidae, состоящее главным образом из океанических глубоководных форм. В мезозойское время Nephropsidea были широко распространены по мелководьям мирового океана; число семейств, родов и видов трибы было значительно больше, чем сейчас. Так, например, согласно Ван-Стрелену (V. Van Straelen [38]), из юрских и меловых отложений известно

25 видов омаров, а из третичных всего 7. С начала кайнозоя, по Ван-Стрелену, Nephropsidea находятся уже в стадии регресса. Они переходят на большие океанические глубины и, несколько ранее, в пресные воды, где и доживают до наших дней.

Род Astacus сформировался еще в юрское время. Центром распространения европейских видов этого рода явились дериваты сарматского бассейна, в частности Понто-Каспий, где в разное время возникали разные виды речных раков. Некоторые из них не расселялись сколько-нибудь широко, а оставались в отдельных участках своего коренного ареала. Область их современного распространения соответствует тому или иному заливу одного из третичных морей. Другие, наоборот, оказались способными к широкому распространению. Это относится, в особенности, к A. leptodactylus, быстро распространяющемуся на глазах человека по рекам Понто-Каспийского бассейна и вытесняющему более древний вид A. astacus [6]. Молодой и прогрессивный вид A. leptodactylus обладает рядом биологических преимуществ перед более древним A. astacus. В частности, плодовитость первого вида почти в четыре раза выше, он гораздо менее чувствителен к дефициту кислорода и т. д. Совершенно очевидно, что нет никаких оснований квалифицировать A. leptodactylus как реликтовый вид, учитывая его недавнее возникновение и быстрое расширение ареала. Между тем вся триба Nephropsidea, род Astacus и большая часть европейских видов этого рода являются реликтами, поскольку темп эволюции трибы и рода весьма медленный (с середины мезозоя до наших дней не произошло образования новых родов), количество составляющих трибу родов в настоящее время меньше, чем в мезозое, триба, род и бóльшая часть его видов ранее были распространены шире, чем сейчас.

Разобранные примеры показывают, что реликтовая группа при каких-то, ближе нам неизвестных, условиях может частично или целиком изменить темп своей эволюции и свое положение побежденной в борьбе за существование. Этот вывод подтверждается и человеческой практикой. Многие культурные растения и животные происходят от реликтовых предков, что не мешает им достаточно быстро эволюционировать и расширять свой ареал в результате творческой деятельности человечества.

Другие способы воздействия человека на природу заставляют стремиться к замещению реликтовых видов нереликтовыми. Такая проблема поставлена и частично разрешена применительно к фауне кормовых (для рыб) беспозвоночных Северного Каспия [12].

VIII. Классификация реликтов

Представление о реликтах как о замедленно эволюционирующих формах, побежденных в борьбе за существование и тем не менее доживших до наших дней, позволяет объединить в эту категорию значительное количество разнородных во всех отношениях организмов.

Классификация этого материала должна базироваться на тех же признаках, которые определяют само понятие реликта, т. е. на особенностях эволюции рассматриваемых форм.

Выше уже цитировались соображения Дарвина об условиях длительного сохранения в мало измененном состоянии побежденных в борьбе за существование видов. Он указывал на возможность такого сохранения: 1) при приспособлении видов к каким-нибудь особым условиям существования и 2) при изоляции, препятствующей сильной конкуренции.

В обоих случаях организмы сохраняются благодаря тому, что они оказываются вне интенсивной межвидовой борьбы за существование.

Падение интенсивности борьбы за существование влечет за собой уменьшение эффективности естественного отбора и приводит к замедлению эволюционного процесса.

Разбирая с этой точки зрения конкретный материал, следует прежде всего несколько уточнить представление о приспособлении видов к особым условиям существования. Под таким приспособлением можно понимать два основных процесса. Организм может перейти к обитанию в мало заселенных специфических биотопах — на больших океанических глубинах, в подземных водах и т. д. Наряду с этим он может развить мощные защитные образования, до известной степени предохраняющие его от врагов (раковины, панцыри), или выработать способность зарываться в грунт и т. д. В таком случае он до некоторой степени выходит из борьбы за существование, оставаясь в этой же среде обитания, но изменяя свой образ жизни, т. е. условия существования.

Перечисленные три возможности выхода из интенсивной борьбы за существование, позволяющие длительно сохраняться эволюционирующим замедленным темпом организмам, могут быть положены в основу классификации реликтов. Соответственно этому я предлагаю различать следующие три основные категории реликтов:

1. Локальные реликты, т. е. формы, сохранившиеся в отдельных не изменившихся участках своего первоначального ареала. Сокращение ареала могло быть вызвано резкими климатическими изменениями, к которым данная форма не успела приспособиться; она выжила только в участках с неизменными условиями. Тот же эффект получается при оттеснении реликтовой формы сильными конкурентами. Замедление темпа эволюции в этих случаях происходит, как уже указывалось выше, вследствие сокращения численности популяции и неизбежного ограничения многообразия биотопических условий, уменьшающего возможные направления адаптации. К категории локальных реликтов относятся, например, ледниковые реликты, ксеротермические реликты ботаников, реликты Тетиса в смысле Экмана и многие другие.

2. Рефугиальные реликты, т. е. формы, сохранившиеся благодаря приспособлению к специфической среде обитания. Сюда относятся, например, многочисленные древние обитатели подземных вод и больших океанических глубин, консервативности которых способствует, между прочим, монотонность и постоянство условий существования. Связи организма с абиотической средой в таких условиях значительно упрощаются и становятся однообразнее, что приводит к сокращению возможностей адаптации. Пресные воды также являются, как заметил Дарвин, рефугием по отношению к океанической фауне. В пресных водах сохранились многочисленные архаические формы (например, ганоидные рыбы, ракообразные Anaspidacea и многие другие), уничтоженные в борьбе за существование в океане.

3. Дефензивные реликты, т. е. формы, обладающие пассивными средствами защиты, обеспечивающими их длительное существование в исходной среде обитания. Этот случай был недавно подробно разобран Шмальгаузеном [20], обратившим внимание на зависимость темпа эволюции от характера защищенности организма от врагов. Такая защищенность, как указывает Шмальгаузен, весьма относительна, и существенно, что она чрезвычайно ограничивает распространение организма определенной обстановкой, в которой защитные приспособления оказываются достаточно эффективными. Снабженные ими организмы на ранних стадиях развития подвергаются интенсивному истреблению врагами, однако эта форма отбора имеет характер неизбирательной общей элиминации и не ведет к прогрессивной эволюции. Примерами дефензивных реликтов могут служить многие древние океанические формы, в частности упоминавшаяся Дарвином Trigonia, брахиоподы, по не совсем ясным причинам не потребляемые рыбами, некоторые мшанки, иглокожие и т. д.

Предлагаемые категории, быть может, не исчерпывают всего многообразия реликтов органического мира; кроме того, далеко не всегда

удается провести между ними резкие границы. Так, среди локальных и рефугиальных реликтов несомненно имеются формы, обладающие пассивными средствами защиты, т. е. до какой-то степени дефензивные реликты.

Можно сомневаться, например, в том, к какой категории следует отнести группу характерных обитателей временных водоемов, в частности листоногих раков Apus и Estheria, представляющих собой чрезвычайно древние роды, в ископаемом состоянии известные из палеозойских отложений. Будучи по характеру своего обитания рефугиальными реликтами, приспособившимися к специфической и упрощенной среде обитания, они, наряду с этим, снабжены крепкими панцырями и, что еще важнее, их яйца имеют весьма совершенные защитные оболочки, позволяющие свободно переносить высыхание. В некоторых случаях недостаточно ясной оказывается грань между локальными и рефугиальными реликтами; это относится, например, к некоторым реофильным и ключевым формам.

Подобные затруднения неизбежно возникают вследствие нашего незнания хода и движущих сил эволюции той или иной группы, в частности причин замедления эволюционного процесса на некотором этапе его исторического развития.

Предлагаемое здесь толкование проблемы реликтов должно способствовать разрешению этих основных вопросов.

Литература

1. Алехин В. В., География растений, Советская наука, 1944.—2. Берг Л. О распределении рыбы Myoxocephalus quadricornis (L.) из сем. Cottidae и о связанных с этим вопросах, Изв. Акад. Наук, 1916.—3. Берг Р. Л., Зависимость между мутабильностью и степенью изоляции популяций Drosophila melanogaster, ДАН, т. XXXVI, № 2, 1942.—4. Берг Р. Л., Корреляция между мутабильностью и регуляторной способностью организма и ее эволюционное значение, Изв. АН СССР, отд. биол., № 3, 1945.—5. Бирштейн Я. А., Эволюция и адаптация пещерных животных, Успехи соврем. биол., т. XIV, вып. 3, 1941.—6. Бирштейн Я. А. и Виноградов Л. Г., Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение, Зоологический журнал, т. XIII, № 1, 1934.—7. Боруцкий Е. В., Географическое распространение Bryocamptus (Arcticocamptus) arcticus Lill. на основе его экологии, Сборн. тр. Зоол. муз. МГУ, т. IV, 1937.—8. Вульф Е. В., Введение в историческую географию растений, Сельхозгиз, 1932.—9. Вульф Е. В., Понятие о реликте в ботанической географии, Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. I, 1941.—10. Гроссгейм А. А., Типы реликтов, Изв. Азерб. фил. АН СССР, № 6, 1939.—11. Дарвин Ч., Происхождение видов, М., 1939.—12. Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А. и Карпевич А. Ф., Первые успехи реконструкции фауны Каспийского моря, Зоологический журнал, т. XXIV, вып. 1, 1945.—13. Ильин Н. М., Крашенинников И. М. и др., Совещание по истории флоры и растительности СССР, Советская ботаника, № 2, 1938.—14. Неймайр М., История земли, т. II, 1898.—15. Пузанов М. И., Зоогеография, Учпедгиз, 1938.—16. Рылов В. М., К вопросу о ледниковых реликтах в пресноводной фауне, Изв. Российск. гидролог. ин-та, № 1—3, 1921.—17. Соколовская А. Н. и Стрелкова О. С., Полиплоидия и кариологические расы в условиях Арктики [исследование флоры о. Колгуева], ДАН СССР, т. XXXII, № 2, 1941.—18. Страхов Н. М., Задачи и методы исторической геологии, М.—Л., 1932.—19. Сушкин П. П., Птицы Советского Алтая, т. II, 1938.—20. Шмальгаузен И. И., Факторы эволюции, 1946.—21. Clark A. H., On the deep sea and comparable fauna, Intern. Revue ges. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. VI, H. 2, 1913.—22. Credner R., Die Reliktenseen, Peterm. Mitt., Ergänzungsheft, No. 86, 1887.—23. Ekman Sven, Vorschläge und Erörterungen zur Reliktenfrage in der Hydrobiologie, Ark. för Zoologi, Bd. 9, No. 17, 1914.—24. Ekman Sven, Tiergeographie des Meeres, 1935.—25. Fisher R. A., The Genetical theory of natural selection, Oxford, 1930—26. Handlirsch A., Über Relikte, Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, Bd. LIX, 1909.—27. Hofsten N., Zur Kenntnis der Tiefenfauna des Bienzer und des Thuner Sees, Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde, Bd. VII, 1912.—28. Johansen A. C., Om Brugen av Betegnelsen «Relikt» i Naturhistorien, Meddel. Dansk. geol. Foren, No. 64, 1908.—29. Kinsey A. C., An evolutionary analysis of insular and continental species, Nat. Acad. Sci. Proc., 23, 1937.—30. Loven S., Om Crustaceer i Venern och Vettern, Öfv. Kongl. Vet.-Akad. Föhrh. 18 Agr. 1861 (1862).—31. Nathorst A. G., Ett par glaciala «pseudorelikter», Botan. Notiser, 1895.—32. Peschel O., Die Entwicklungsgeschichte des stehenden Wassers auf der Erde,

«Ausland» vom 15.III.1875.—33. Remy P. Un Aselle nouveau de Madère, «Broteria» — Serie Ciencias Naturais. vol. V (XXXII), fasc. 1, 1936.—34. Schellenberg A., Verbreitung und Alter der Amphipodengattung Pseudoniphargus nebst Verbreitung der Gattung Niphargus. Zool. Anz., Bd. 127, H. 11/12, 1939.—35. Schroeter C., Genetische Pflanzengeographie, Handwörterbuch der Naturwiss., Bd. IV. 1913.—36. Simpson G., Tempo and mode in evolution. New York., 1944.—37. Stoller J., Die Pflanzenwelt des Quartärs, Potonie-Gothan, Lehrbuch der Paläobotanik, 2. Aufl., 1921.—38. Van Straelen V., L'ancienneté et la régression du genre Homarus, Mem. Mus. Roy. Belg., Mèl. Paul Pelseneer, sér. 1—2, No. 3, 1936.—39. Wallace A. R., Journ. Proc. Linn. Soc., 1858.— 40. Wangerin W. Beiträge zur Frage der pflanzengeographischen Relikte, Abh. d. Naturf. Gesellsch. Danzig, H. 1, 1924.—41. Wesenberg-Lund C., Grundzüge der Biologie und Geographie des Süsswasserplanktons nebst Bemerkungen über zukünftige limnologische Forschungen, Intern. Revue ges. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. III, 1910.—42. Wright S., Evolution in Mendelian populations, Genetics, vol. 16, 1931.—43. Wright S., The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation, in J. Huxley, The new systematics, 1940.

THE CONCEPTION OF «RELICS» IN BIOLOGY

J. A. BIRSTEIN

Laboratory of Zoology of Invertebrates of the State University of Moscow

Summary

1. The term „relic" still remains not defined precisely. Its exact meaning and range of application are the object of a great deal of controversy in the literature.

2. The existing conceptions of relics can be classified into three groups: some authors apply a taxonomical criterion to the definition of relics, others apply an ecological criterion and, finally, still others apply a geographical criterion. Not a single definition out of those so far suggested can be regarded as an adequate one, they are all to a great extent „one-sided", most of theme elude the problem ot the essence of the relic nature of organisms and in some cases they lead to conclusions known to be erroneous.

3. When the essence ot the conception of relics is considered, specific features of the course of evolution of the relic forms should be taken into account in the first place. The most characteristic peculiar feature of these forms is the slow rate of evolution. All the other characteristics of relic forms (such as the character of the distribution area, the position in the system, the ecological valency) are directly associated with this principal feature, being the expected results of the slowing down of evolution.

4. The term „relics" may be applied to remains of faunas (or floras) of past geological epochs, that had undergone but slight alterations and have been preserved until our days, i. e. to the forms, characterized by a slow rate of evolution; belonging to the systematical groups once more numerous; confined to a small distribution area (or areas), constituting a part of a formerly, more extensive area; characterized by a narrow range of adaptation to environmental conditions that are for fhe most part specific and but slightly changed since the time of formation of the systematical units in question.

5. The problem of relics is, therefore, an evolutionary problem that can be solved only by means of a combined approach, i. e. basing upon the evidence supplied by systematics, palaeontology and ecology.

6. Owing the incompleteness of geological record, both the determination of the rate of evolution of a systematical unit and tracing its fate in the struggle for existence have to be accomplished mainly by the methods of biogeography; this applies especially to the aquatic fauna. Both palaeontological and ecological evidence available should be also taken into consideration.

7. The category of „relics“ is relative in a sense that different species, genera etc. can be „relics“ to a different extent. Relic genera (families etc.) can contain species that are not relics besides the relic species; they can be even represented by non-relic species only.

8. Three types of relics are distinguished: a) local relics, preserved only in separate slightly altered sections of a once extensive distribution area; b) refugial relics, preserved by means of adaptation to a specific habitat; c) defensive relics preserved by the development of efficient means of passive protection. Sometimes these types somewhat blend and cannot be distinguished with sufficient degree of precision.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 4

ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ ОБМЕНА ДРЕЙССЕН СЕВЕРНОГО КАСПИЯ К ИЗМЕНЕНИЮ СОЛЕВОГО РЕЖИМА

А. Ф. КАРПЕВИЧ

Лаборатория гидробиологии ВНИРО

Проблема формирования солоноватоводной фауны и приспособленности ее к окружающей среде в настоящее время разрабатывается многими учеными. Отдельные вопросы влияния солености внешней среды на организм или на его физиологические процессы разрабатывали Шманкевич (Schmankewitsch [13]), Гаевская [4], Беклемишев [3], Тарусов [8], Шлипер (Schlieper [14, 15, 16]), Бидль (Beadle [9]), Швабе (Schwabe [17]) и многие другие. Но проблему солоноватоводности в целом изучали главным образом Л. А. Зенкевич [5] и его школа, а за границей Ремане (Remane [12]) и некоторые другие.

Изучение условий существования животных в солоноватых водоемах для нас играет особо важную роль, так как многие наши моря полностью (Балтийское, Каспийское, Азовское, Аральское), а другие частично (Черное, Карское, Море Лаптевых и др.) являются солоноватыми водоемами. Как правило, эти моря и районы подвергаются наибольшей и всесторонней хозяйственной эксплоатации.

При изучении приспособленности организмов к солоноватым водам на первое место выступают солевые взаимоотношения их со средой. Очень часто из-за неустойчивости солевого режима многие обитатели попадают в неблагоприятные условия, что вредно отражается на их обмене, росте, размножении и т. д. Происходит захирение или даже исчезновение одних форм и массовое развитие других.

Неустойчивость в составе и количестве населения солоноватых вод может отражаться на промысловой продуктивности водоема.

Мы считали необходимым изучить более детально влияние изменения солености среды на различные физиологические процессы у основных форм, населяющих Каспий. Изучению подверглись процессы дыхания, осморегуляции, формирования раковины, роста, размножения и распространения в пространстве моллюсков с точки зрения адаптации их к окружающим условиям.

В настоящей статье мы описываем результаты опытов только по влиянию изменения солености среды на потребление кислорода у дрейссен Сев. Каспия и пытаемся установить солевые границы, в которых может протекать энергетический обмен у них.

В литературе известно значительное количество работ, посвященных изучению связи между интенсивностью обмена и соленостью среды [2, 6, 8, 16, 17]. Эти работы затрагивают различные стороны процесса дыхания у некоторых морских животных и дают много ценного материала для понимания сущности явлений. Но далеко не все вопросы уже разрешены, и наши данные могут восполнить некоторые пробелы.

Приношу глубокую благодарность проф. Л. А. Зенкевичу и проф. А. А. Шорыгину за ценные указания и помощь в работе.

В р. Волге и по всему Каспию обитает Dreissena polymorpha, образующая значительное количество разновидностей. В Сев. Каспии обитает также и другая форма дрейссен, описанная Брусиной как особый вид — Dreissena andrusovi. Этот последний вид близок и к Dr. polymorpha, и к Dr. caspia. По утверждению Андрусова, он так же сильно варьирует, как и Dr. polymorpha.

Дрейссена из р. Волги по форме раковины ближе всего к Dr. polymorpha v. fluviatilis, описанной в работе Андрусова [1]. Дрейссена из-под Чепурьей косы является, несомненно, ближайшей родственницей Dr. polymorpha v. fluviatilis, но имеет более толстостенную раковину. Дрейссены из восточной половины Сев. Каспия (Забурунье, Гурьевская бороздина) отличаются от западных (Волга — Чапурья коса); первая ближе всего подходит к описанному Брусиной новому виду Dr. andrusovi, вторая — к Dr. caspia. Западная дрейссена крупнее восточной; у первой преобладают размеры 13—17 мм до 32 мм, а у последней 6—10 мм до 16 мм; те и другие дрейссены половозрелы.

Всех животных до опытов содержали в той же воде, в которой они обитали в море или в реке.

Воды различных соленостей получали из морской воды, выпаривая ее на солнце или разбавляя пресной водой (Зенкевич [5], Карпевич). Соленость воды определялась по хлору.

Моллюски перед опытом промывались, просчитывались, подсушивались на фильтровальной бумаге и взвешивались.

Потребление кислорода животными определялось в закрытых сосудах методом Винклера, при температуре 18—19° С и длительности опыта равной 5—6 часам. Опыты обычно оканчивались раньше, чем было потреблено 40—50% кислорода в сосуде в оптимальных солевых средах. В контрольных сосудах содержание кислорода за это же время изменялось не больше чем на 0,01 см³ на литр и при дальнейших расчетах не принималось во внимание.

Так как мы ставили своей задачей определить устойчивость оптимальных зон и летальных солевых точек для обмена дрейссен, то мы разработали методику «физиологических адаптаций», т. е. вели опыты двумя способами: в одних случаях животных из их естественной среды сразу пересаживали в респирационные сосуды и заливали водой соленостью 0,2, 5, 7, 9, 11, 13, 15 и 17‰ (резкая смена); после опыта они снова возвращались в свою обычную среду. В других случаях животных постепенно приучали к обитанию в различных средах. В таких сериях опытов соленость в кристаллизаторах изменялась через 2 суток на 2‰ («постепенная смена»).

Принятый нами темп изменения солености среды (на 2‰ через 2 суток) можно считать правильным, так как за этот период происходило выравнивание внутренней и внешней среды у моллюсков за счет не только водного, но и солевого обмена.

Когда каждая группа животных достигала предназначенной для нее солености, определялось дыхание у всех групп сразу, чтобы избежать разнобоя в температуре, освещении и т. д.

Результаты опытов

А. Потребление кислорода при резкой смене солености среды

Подопытный материал состоял из особей различного размера. Поэтому мы прежде всего попытались выяснить, как животные разных возрастов реагируют на изменение солености среды. Для этого мы определили у дрейссен из дельты р. Волги возраст и разделили их на три группы: 1) 25—30 мм длины — 12—15 лет, 2) 15—17 мм — 5—6 лет, 3) 7 — 13 мм — 1,5 — 3 года (молодь). С каждой группой было проведено 2—3 серии опытов при резкой смене солевого режима (см. таблицу).

Как и следовало ожидать, молодые дрейссены потребляют относительно больше кислорода (на 1 г в час), чем взрослые. Но к изменению солевого режима они относятся все одинаково. Наибольшее потребление кислорода происходит у животных, взятых из дельты Волги, в воде соленостью от 0 до 2%, т. е. в естественной солености и близкой к ней; при 5‰ потребление кислорода уменьшается; при 7‰ дыхание, повидимому, совершенно прекращается. Погружение моллюсков в эту соленость оказывает резко неблагоприятное действие на их обмен, однако в течение 5—6 часов они не погибают, а лишь запирают раковину, и при пересадке в пресную воду быстро оправляются. Когда же их ос-

Влияние солености среды на потребление кислорода дрейссенами из различных районов Северного Каспия

Район обитания животных	Средний вес одного животного (г)	Температура, при которой производились опыты	Соленость среды обитания (‰)	Потребление кислорода в см³ на 1 г в 1 час при солености в ‰									Колич. серий	Колич. опытов
				0	2	5	7	9	10	15	17	19		
Резкая смена солености среды														
Дельта р. Волги	3,8 — 1,52	18 — 20	0	0,0156	0,0198	0,0152	0,0075	0,0069	0,007	—	—	—	4	24
» » »	0,8	15 — 17°	0	0,022	0,022	0,012	0,0045	0,006	—	—	—	—	2	10
» » »	0,08	18 — 19°	0	0,038	—	0,02	0,007	0,009	—	—	—	—	2	8
Чапурья коса	0,3	18°	0 — 2	0,148	0,0165	0,015	0,0137	0,005	0,004	—	—	—	2	12
Забурунье, ст. 9	0,06	18°	4 — 7	0,024	0,023	0,04	0,043	—	0,038	0,029	0,026	0,016	3	24
Восточный участок, ст. 32	0,07	18 — 19°	10,9*	0,017	0,035	0,045	0,034	—	0,043	0,030	0,024	0,022	3	24
													16	102
Постепенная смена солености среды														
Дельта р. Волги	0,6	11 — 15°	0	0,014	0,014	0,016	0,015	0,013	0,014	0,018	Погибли		1	7
» » »	0,7	15 — 18	0	0,023	0,023	0,021	0,0195	0,027	0,02	0,018	0,021	0,018	3	27
Чапурья Коса	0,3	18 — 19	0 — 2	0,0165	—	0,017	0,014	0,015	—	0,013	0,02	—	1	5
Забурунье, ст. 9	0,03	19°	5 — 7	0,025	0,027	0,027	0,034	0,03	—	0,027	0,03	—	2	14
» ст. 12	0,04	20 — 24°	4,5 — 5	0,035	0,038	0,033	0,035	0,036	0,045	0,038	0,032	0,027	3	27
» ст. 12	0,04	24 — 29	4,5 — 5	0,056	0,058	0,048	0,053	0,055	0,054	0,040	0,030	0,037	3	27
													13	107

* Дрейссена обнаружена при этой солености.

тавляли в воде соленостью 7‰ на более длительное время, то они все постепенно погибали.

Дрейссены из под Чапурьей косы имели среднюю длину около 15—17 мм и возраст от 3 до 6 лет. Из-за очень толстостенной раковины показатели потребленного кислорода у них оказались несколько ниже, чем у волжской дрейссены. Дрейссена из-под Чапурьей косы в естественных условиях обычно переносит небольшие колебания в концентрации солей и поэтому она обладает уже меньшей чувствительностью к резкому изменению солености среды, чем пресноводная обитательница.

Потребление кислорода у дрейссены из-под Чапурьей косы в средах от 0 до 5‰ остается постоянным и близким к нормальному, при 7‰ интенсивность обмена несколько уменьшается и при 9‰ прекращается совсем.

Потребление кислорода у обеих дрейссен сходно. Эти дрейссены принадлежат к близким родственным группам, и найденное отличие несомненно зависит от условий обитания.

Дрейссены из восточных осолоненных участков Сев. Каспия более мелки. Средняя длина их раковины равна 10—12 мм, а возраст 4—5 лет. Эти формы обитали в условиях изменчивого солевого режима, так как некоторые участки, расположенные перед дельтой р. Урала, опреснились в 1941 г. с весны к лету на 3—5‰. Дрейссены образовывали здесь огромные скопления.

Кривые потребления кислорода восточных дрейссен при резкой смене солености среды принципиально отличны от кривых, полученных в предыдущих опытах. Это одновершинные кривые с максимальными показателями в интервале от 5 до 10—11‰: таким образом и здесь оптимальные условия для дыхания находятся в пределах солености естественных вод обитания.

Величина благоприятного диапазона солености (5—10‰) для этих форм как бы не зависит от солености среды обитания организма. У животных, обитавших и при 4‰, и при 10‰, кривые потребления кислорода совпадают.

Восточная дрейссена, попав в неблагоприятные условия, не закрывает раковину и не изолируется от внешних условий. Дыхание возможно в течение короткого времени даже в средах с соленостями 19 и 20‰. Повидимому, эти дрейссены менее активно реагируют на изменение солености, но в предельных средах выживать не могут [1].

Таким образом, проведенные опыты дали возможность установить благоприятные для дыхания дрейссен солевые границы. Для западных и восточных дрейссен благоприятные солевые интервалы различны и четко очерчены. Колебания солености в этих интервалах безусловно не оказывают вредного действия на основные физиологические процессы. Но эти опыты не давали нам возможности установить действительную резистентность дрейссен к смене солевого режима во всем солевом интервале.

Б. Потребление кислорода при постепенной смене солевого режима

В этой серии опытов соленость естественной среды, в которой жили животные, постепенно изменялась в сторону опреснения или осолонения (через 2 суток на 2‰). В предварительных опытах выяснилось, что все дрейссены в течение некоторого времени могут переносить среды с соленостями от 0 до 17—19‰, поэтому и срок приучения их длился от 12 до 14 суток, если исходная соленость равнялась 4—5‰, и 16—18 суток для пресноводных форм. Приученность дрейссен, или физиологическая адаптация организма, к повышенным соленостям была нестойкой и чрезвычайно краткосрочной, так как в средах с соленостью выше 11‰

[1] Данные по выживанию дрейссен опубликованы в ДАН, 1947.

гибель животных возрастала и при крайней солености (17‰) достигала 50% в сутки. При пересадке из 17 в 19‰ почти все животные через сутки погибали. Гибель вызывалась резким нарушением осморегуляторных процессов.

В таблице приведены средние значения потребления кислорода, полученные на основании данных из нескольких серий для каждой группы дрейссен отдельно. Для всех дрейссен одно явление оказалось общим. Несмотря на то, что солености выше 10‰ вызывали прогрессивно увеличивающуюся гибель, живые особи потребляли такое количество кислорода, как если бы они обитали в своей естественной среде. Например, волжская дрейссена, типично пресноводная форма, при постепенной пересадке из пресной воды в другие солености не только не запирала свою раковину при 7—9‰, как это было в опытах при резком изменении концентрации солей, но сохраняла при 13—15‰ обмен почти той же интенсивности, что и в пресной воде, т. е. солевой диапазон ее обмена расширялся на 8—10‰.

Дрейссены из под Чапурьей косы также в течение некоторого времени выживали в средах от 0 до 15—17‰ и при этом сохраняли нормальное дыхание. Такая необыкновенная терпимость к повышенным солевым концентрациям у пресноводных групп позволила предположить, что у восточных форм солевой диапазон еще больше расширится, но этого не произошло.

Подготовка к опытам проводилась точно так же, как и в предыдущих сериях. Нам не удалось сохранить во всех сериях стандартную температуру: три серии опытов проведены при температуре 20—24° С, три при температуре 24—29° и только одна при температуре 18°. Восточные дрейссены, как и западные, сохраняли при 18° дыхание одной и той же интенсивности во всех солевых средах (от 0 до 17‰), несмотря на то, что солености выше 10‰ вызывали увеличение их гибели. В воде соленостью 19‰ они быстро погибали, будучи неспособными освоить эту концентрацию. При температурах 20—24°С потребление кислорода было более или менее близким к оптимальному только в средах от 0 до 15‰, при 17‰ оно падало. Это заставило нас провести опыты также и при крайне высоких температурах — 24 — 29°. Оказалось, что при такой температуре дыхание, близкое к оптимальному, сохранялось только в средах от 0 до 11‰, и при 13, 15 и 17‰ потребление кислорода сильно понижалось. Повидимому, неблагоприятное действие повышенных концентраций солей усугубляется при высоких температурах.

Сравнивая кривые потребленного кислорода при резкой и постепенной смене солености у восточных дрейссен, мы установили, что при физиологической адаптации их солевой диапазон фактически не расширяется в сторону повышенных концентраций солей и только на 2—3‰ он расширяется в сторону пресной воды.

Солоноватоводные дрейссены при 19—20‰ выживали несколько дольше, чем пресноводные, но количество выживавших было так мало и они так вяло реагировали на раздражения, что респирационные опыты ставить было почти невозможно.

При сравнении тех же кривых ясно видна разница в интенсивности обмена в оптимальной зоне у восточных дрейссен при резкой смене солевого режима и в этой же зоне (4—9‰) у постепенно приученных дрейссен. В первом случае интенсивность высокая (0,04—0,05 см^3 на 1 г веса в 1 час), а во втором случае она ниже (0,027—0,034). Это может быть объяснено тем, что опыты при резкой смене солевого режима проведены в июле, в период интенсивного размножения этих форм, а опыты при постепенной смене были поставлены в сентябре, когда период размножения почти закончился. Возможно, что именно разница в биологическом состоянии и сказалась на интенсивности обмена.

Обсуждение результатов

Подводя итог полученным данным, следует отметить, что методика, примененная для изучения характера обмена дрейссен при резких и постепенных сменах солености среды, дала положительные результаты. Обычно применяемая методика (резкая смена солености) при изучении воздействия среды на организм безусловно позволяет установить оптимальную зону, в которой колебания солевого фактора не оказывают вредного влияния на физиологические процессы (зона естественной адаптации).

Воздействие постепенно меняющейся солености позволяет выявить весь солевой диапазон, в котором возможно протекание физиологических процессов у особей данного вида, причем этот диапазон для обмена гораздо более широк, чем интервал, в котором фактически могут выживать дрейссены.

Если в первом случае (резкая смена) мы получаем четкую характеристику приспособленности обмена к колебаниям солености в естественных зонах обитания и выявляется способность организма к быстрой перестройке обмена в случае катастрофических нарушений солевых условий, то в последнем случае (постепенная смена) вскрывается способность организма к переживанию неблагоприятных условий и обнаруживаются приспособительные свойства организма.

У дрейссен терпимость к медленным солевым изменениям очень велика и для всех групп[2], несмотря на ряд других отличий, одинакова. В действительности ни одна из групп изученных дрейссен не способна существовать во всем этом интервале, а обладает свойством только временно переживать в необычных условиях; поэтому мы называем это свойство «потенциальной резистентностью» обмена данной формы.

Одинаковая потенциальная резистентность для всех дрейссен не является случайностью, она указывает на близкое родство изученных групп и, повидимому, на солевой предел данного вида или рода. Последнее возможно в том случае, если признать, что западная, пресноводная дрейссена — Dr. polymorpha — и восточная, солоноватоводная дрейссена — Dr. andrusovi — являются уже установившимися видами. Но поскольку эти формы имеют собственные ареалы обитания, легче всего предположить, что мы имеем дело с подвидами одного и того же вида.

Наши опыты показали, что дрейссена не является столь эвригалинной, как это кажется на первый взгляд, и что имеются локальные группы с особыми чертами физиологии и морфологии.

Выводы

У Dr. polymorpha v. fluviatilis из р. Волги повышение солености на 5‰ вызывает заметное падение интенсивности дыхания. Полное прекращение дыхания вызывает солевой скачок, равный 7‰. У Dr. polymorpha из-под Чапурьей косы дыхание прекращалось при солевом скачке, равном 8—9‰.

2. У восточных дрейссен — Dr. andrusovi — повышение солености на 5‰ не отражается существенным образом на интенсивности дыхания. Повышение на 10‰ вызывает значительное падение его. Резкое изменение солености в сторону опреснения также угнетает дыхание.

3. Солевой интервал, в котором возможен обмен у дрейссен при резком изменении солености среды, для каждой формы хорошо очерчен: у волжской дрейссены — от 0 до 6‰, у Чапурьей — от 0 до 9‰, у восточной — от 0 до 19‰. Максимальное потребление кислорода

---

[2] Dr. polymorpha, взятые из р. Чапаевки и из Аральского моря, реагировали таким же образом.

наблюдается в средах, близких к естественным, т. е.— соответственно для каждой группы — от 0 до 2‰, от 0 до 5‰ и от 5 до 10‰.

4. При воздействии постепенно изменяющейся солености дыхание у всех групп сохранялось в интервале от 0 до 17‰ (температура 18—20° С). Однако в соленостях выше 10‰ животные постепенно погибали (причина их гибели лежит в нарушении осморегуляторных процессов).

5. Примененная методика физиологических адаптаций позволила, с одной стороны, определить оптимальные и летальные солевые зоны обмена для каждой экологической группы животных, живущих в узких естественных солевых условиях, и, с другой стороны, позволила выявить их «потенциальную резистентность».

6. Потенциальная резистентность обмена для всех изученных дрейссен оказалась одинаковой. Это указывает на ближайшее родство различных групп дрейссен. Следовательно, потенциальная резистентность является характерной чертой вида или даже рода.

Литература

1. Андрусов, Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии, Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей, отдел геологии, т. XX, 1897.—2. Барсук В. Н., О влиянии общей солености морской воды на газообмен у Balanus balanoides, Тр. Мурман. биол. ст., т. III, 1929.— 3. Беклемишев В. Н., Предварительные исследования по вопросу о выживании Entomostraca в растворах солей. Изв. Биол. ин-та, Пермь, 11, 1923.—4. Гаевская Н. С., Изменчивость у Artemia salina. Тр. Севаст. биол. ст., № 3, 1916.—5. Зенкевич Л. А., Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых черноморских беспозвоночных. Зоологический журнал, т. XVII, вып. 5, 1938.— 6. Крепс Е. М., Исследования над газообменом у Balanus crenatus при разной концентрации солей в окружающей среде, Тр. Мурман. биол., ст., т. III, 1929.—7. Скаловский С. Н., Вопросы физиологии приспособления водных животных с точки зрения проблемы продуктивности, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 1, 1937.—8. Тарусов, О влиянии осмотических условий на окислительные процессы, Журн. эксп. биол. и мед., 16, 1927.—9. Beadle, The effect of salinity changes on the water content and respiration of marine invertebrates, Journ. Exper. Biology, v. VIII, No. 5, 1931.—10. Caudri L. W. D., Einfluss der Temperatur und des Salzgehalts auf Sterblichkeit von Garnelen. Archiv Neerland d. Zool., B. III, 1937.—11. Marchall, Nicholls a. Orr, On the biology of Cal. finmarchicus, Journ. Marin. Biol. Ass., v. XX. No. 1, 1935.—12. Remane, Die Brackwasserfauna, Zool. Anzeiger, 36. Jahrg., v. 22, 1934.—13. Schmankewitsch M., Über das Verhältnis von Artemia salina zur Art Artemia duclanseni und d. Genus Branchipus. Z. Wiss. Zool., Suppl. 25, 1875.—14. Schlieper C., Die Osmoregulation wasserlebender Tiere, Biol. Rev. a. Biol. Proc. Camb. Phil. Soc., v. 5, 1930.—15. Schlieper C., Über das Eindringen der Marine-Tiere in das Süsswasser, Biol. Ztbl., B. 51, 4—8, 1931.—16. Schlieper C., Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebender Tiere, Biol. Rev. Cambridge, v. X, 1935.—17. Schwabe, Über die Osmoregulation versch. Krebse. Ztschr. verg. Physiol., B. 19, 1933.

THE ADAPTABILITY OF METABOLISM IN NORTH CASPIAN MUSSELS (GENUS DREISSENA) TO VARIATIONS IN SALINITY RÉGIME

A. F. KARPEVITCH

Laboratory of Hydrobiology of the All-Union Research Institute of Fishery, Pisciculture and Oceanography

Summary

The object of the present work was to investigate the respiration in mussels (genus Dreissena) living under different conditions of salinity.

The experimental animals were exposed to both abrupt and gradual changes in salinity.

In Dr. polymorpha v. fluviatilis from the Volga the 5‰ increase in salinity resulted in a marked fall in intensity of respiration. An abrupt 7 pro

mille increase in salinity caused a complete cessation of breath. In Dr. polymorpha from the region of the Tchapuria Spit the cessation of breath was observed in response to an abrupt 8 or 9 pro mille increase in salinity. In Dr. andrusovi, inhabiting the eastern of North Caspian a 5 pro mille from 5 to 10 pro mille increase in salinity did not affect significantly the intensity of respiration. A 10 pro mille (from 5 to 15 pro mille) increase caused a significant depression in breathing, but did not stop it altogether. A depression of respiration was also caused by decrease in salinity. Therefore, each of these forms has its own peculiar range of variations in salinity within which the metabolism is possible. These ranges have distinct limits: in the Volga forms of Dreissena the metabolism is possible in a medium with salinity varying from 0 to 6 pro mille, while in Dr. polymorpha from the Tchapuria Spit region and in the eastern form Dr. andrusovi these limits are from 0 to 9 pro mille and from 0 to 17 pro mille respectively.

The maximum oxygen consumption was observed in media approaching to natural conditions, i. e. from 0 to 2 pro mille, from 0 to 5 pro mille and from 5 to 10 pro mille for each ot these groups respectively. These conditions of salinity are more suitable for each of these forms and therefore they will be referred to by the author as the optimal ranges.

Under conditions of gradually changing salinity the respiration in all these forms was possible within the range of salinity from 0 to 17 pro mille (at the temperatures from 18 to 20 degrees Centigrade).

At salinities over 10 pro mille, however, the animals gradually died out (according to the authors opinion the death was caused by the disturbance of the processes of osmotic regulation).

The methods of physiological adaptations employed proved to be efficient for the determination of the optimal and lethal salinity ranges for the ecological groups of animals (adapted each to its own peculiar narrow range in the natural environment) on the one hand and for finding out their „potential resistibility" on the other hand. This potential resistibility proved to be the same in all the forms of Dreissena studied, which is suggestive of the most close relationship of these different groups of the genus Dreissena. The potential resistibility, therefore, is a characteristic that is constant for a species or even throughout the genus.

ПЛОДОВИТОСТЬ КАСПИЙСКОЙ БЕЛУГИ

Н. Я. БАБУШКИН

Азербайджанская научно-исследовательская рыбохозяйственная станция ВНИРО

Литературные данные по плодовитости каспийской белуги весьма ограничены. Большинство исследователей (Скориков [13], Киселевич [7], Голованов [3], Державин [5]) на основании небольших материалов устанавливает лишь пределы колебаний абсолютной плодовитости этой рыбы. Наиболее подробную характеристику плодовитости каспийской белуги дает в своей работе М. Х. Мирзоев [10]. Однако и этот автор располагал сравнительно незначительным по объему материалом (55 проб).

В настоящей работе для изучения плодовитости белуги использованы все материалы, собранные Волго-Каспийской рыбохозяйственной станцией в низовьях дельты р. Волги. Из общего количества данных по плодовитости 201 рыбы 98 проб были собраны в 1921—1924 гг., а остальные 103 пробы — в 1928—1930 гг. При сравнении показателей абсолютной плодовитости белуги за 1921—1924 гг. и 1928—1930 гг. существенных различий между ними не обнаружено. Это позволило объединить все имеющиеся материалы за разные годы и в дальнейшем рассматривать их независимо от времени сбора.

Как видно из табл. 1, икряность, выраженная в процентах веса икры к весу «тела» [1], варьирует у белуги в довольно значительных пределах. В частности, у рыб, пойманных в низовьях Волги, она колеблется от 9,1 до 29,6%, а в среднем икра составляет 17,7% веса «тела».

Нельзя сказать, чтобы степень икряности колебалась в зависимости от размеров рыбы. Напротив, приведенные в табл. 1 материалы скорее указывают на отсутствие в этом отношении какой-либо закономерности. Последнее можно установить как по средним показателям, так и по данным, характеризующим наибольшую и наименьшую икряность.

Величина икринок у рыб различной длины, если об этом судить по количеству яиц, приходящихся на 1 г, сильно колеблется (табл. 2); при этом между длиной тела и размерами икринок (количеством икринок в 1 г) наблюдается слабая отрицательная корреляция. Иначе говоря, величина икринок несколько уменьшается с возрастанием длины рыб.

Абсолютная плодовитость белуги, как и других рыб, сильно варьирует. В нашем материале наименее плодовитой оказалась самка длиной в 189,5 см и весом в 49,1 кг, давшая 224,3 тыс. икринок. Наибольшая плодовитость обнаружена у белуги размером в 294 см, которая, при весе в 299 кг, имела 2853,4 тыс. икринок, т. е. почти в 13 раз больше, чем у предыдущей рыбы.

Этими цифрами не определяются крайние показатели абсолютной плодовитости изучаемой рыбы. В отдельных, очень редких случаях плодовитость белуги достигает колоссальной численности 7729,7 тыс. икринок. Такое количество яиц произвела огромная рыба, выловленная

[1] Вес «тела» — вес рыбы без икры и внутренностей.

Таблица 1

Отношение веса икры к весу «тела» у белуги различных размеров

Размер рыб в см (l)	Икряность в % к весу тела			n
	наименьшая	наибольшая	средняя	
160 — 169	—	—	13,8	1
170 — 179	—	—	—	—
180 — 189	—	—	—	—
190 — 199	—	—	18,6	1
200 — 209	—	—	17,1	1
210 — 219	10,3	25,9	16,5	11
220 — 229	12,3	24,1	17,6	12
230 — 239	9,1	28,5	16,0	11
240 — 249	11,9	24,6	18,0	9
250 — 259	11,6	26,2	16,7	8
260 — 269	10,8	18,1	14,8	8
270 — 279	13,9	23,5	17,3	6
280 — 289	13,1	29,6	21,8	4
290 — 299	—	—	23,8	1
300 — 309	—	—	—	—
310 — 319	—	—	20,3	1
320 — 329	15,1	24,7	19,8	2
330 — 339	—	—	—	—
340 — 349	—	—	—	—
350 — 359	—	—	22,3	1
В среднем	9,1	29,6	17,7	77

Таблица 2

Корреляция между длиной тела (l) и размерами икринок (количеством икринок в 1 г) белуги

Количество икринок в 1 г	Размеры рыб в см									ε
	180	200	220	240	260	280	300	320	340	
27 — 29	—	—	—	—	4	1	3	1	—	1	10
30 — 32	—	—	2	6	6	12	2	1	2	—	31
33 — 35	—	1	4	10	6	3	4	1	—	—	29
36 — 38	—	2	12	12	11	4	1	—	—	—	42
39 — 41	—	—	7	11	4	1	—	—	—	—	23
42 — 44	—	—	1	4	2	—	—	—	—	—	7
45 — 47	1	2	—	3	1	2	—	—	—	—	9
48 — 50	—	—	2	—	2	1	—	—	—	—	5
51 — 53	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	3
ε	1	5	29	46	36	24	12	3	2	1	159

$r = 0,34 \pm 0,070$

в 1924 г. в районе Бирючей косы (Северный Каспий). Она весила 1228,5 кг (75 пудов) и дала 245,7 кг (15 пудов) икры. В среднем же плодовитость волжской белуги исчисляется в 855,1 тыс. икринок.

По сравнению с другими осетровыми белуга является рыбой с наиболее высокой абсолютной плодовитостью.

Как известно, в 1911 г. А. С. Скориков [13] пришел к совершенно противоположному выводу. Приняв за основу показатель относительной плодовитости, этот автор признал наиболее плодовитой из осетровых рыб стерлядь, а белугу причислил к рыбам, обладающим наименьшей плодовитостью.

Ошибочность такого взгляда очевидна. В свое время это заключение Скорикова было подвергнуто совершенно справедливой критике со стороны Гримма [4], а позднее и других исследователей (Солдатов [14], Державин [5]).

Для более подробной характеристики абсолютной плодовитости приводим табл. 3.

Из табл. 3 видно, что плодовитость белуг, примерно равных размеров, обнаруживает большие колебания. В отдельных случаях одни рыбы способны производить в 4,2—4,6 раза больше икринок, чем другие особи такой же длины.

Примером, подтверждающим наличие таких соотношений, могут служить крайние варианты количества производимых икринок волжскими белугами, входящими в класс 210—219 и 290—299 см. (табл. 3). Рыбы этих классов с наименьшей и наибольшей плодовитостью имеют или точно совпадающие размеры (215 см), или разницы в 1 см (293 и 294 см).

С другой стороны, очень часто крупные рыбы являются менее плодовитыми по сравнению с особями, значительно меньших размеров.

Однако, несмотря на большие индивидуальные колебания абсолютной плодовитости у белуги, так же как это имеет место и у других представителей осетровых рыб (Солдатов [14], Державин [6], Пробатов [11]), в среднем отмечается закономерное возрастание плодовитости по мере увеличения размеров. Эта зависимость является у белуги очень большой и четко выраженной (r = 0,71); при этом с увеличением длины тела рыбы на 1 см абсолютная плодовитость, как это иллюстрирует табл. 4, возрастает на 8,6 тыс. икринок.

Таблица 3

Абсолютная плодовитость волжской белуги различных размеров

Размеры рыб в см (l)	Волга			n
	Количество икринок в тыс.			
	наименьшее	наибольшее	среднее	
160 — 169	—	—	432,3	1
170 — 179	—	—	399,9	1
180 — 189	224,3	817,8	452,0	4
190 — 199	379,8	426,7	398,1	3
200 — 209	329,0	753,3	526,3	8
210 — 219	313,2	1438,3	622,3	28
220 — 229	369,6	903,2	632,5	27
230 — 239	441,2	1311,8	715,4	28
240 — 249	553,2	1209,0	774,8	25
250 — 259	422,0	1260,3	836,6	18
260 — 269	475,9	1843,7	886,8	19
270 — 279	978,8	1439,3	1134,3	14
280 — 289	733,2	1796,6	1302,3	8
290 — 299	674,1	2853,4	1321,1	10
300 — 309	1404,1	1698,0	1551,1	2
310 — 319	—	—	1982,9	1
320 — 329	1335,8	2066,4	1701,1	2
330 — 339	—	—	—	—
340 — 349	—	—	—	—
350 — 359	—	—	2281,5	1
360 — 369	—	—	—	—
370 — 379	—	—	—	—
380 — 389	—	—	—	—
390 — 399	—	—	—	—

Плодовитость белуги различного веса, как это видно из табл. 5, также подвержена значительному варьированию. Нередко рыбы меньшего веса обладают более высокой производительностью по сравнению с особями, заметно превышающими их в весе.

Так, например, рыба в 118,8 кг произвела 1311,8 тыс. икринок, в то время как белуга в 292,0 кг содержала их всего лишь 960,7 тыс. Иначе говоря, эта самка дала в 1,4 раза меньше икринок, хотя по своему весу она превышала сравниваемую особь в 2,5 раза.

При определении средних показателей плодовитости рыб различного веса все отмеченные индивидуальные отклонения нивелируются и количество производимых белугой икринок неуклонно возрастает параллельно увеличению веса рыб. Судя по данным табл. 6, величина этой зави-

Таблица 4

Корреляция между длиной тела (l) и абсолютной плодовитостью белуги

Количество икринок в тыс	Размеры рыб в см: –180	180–200	200–220	220–240	240–260	260–280	280–300	300–320	320–340	340–	ε
0 — 300	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
300 — 600	2	5	18	21	7	1	—	—	—	—	54
600 — 900	—	1	17	31	24	9	3	—	—	—	85
900 — 1200	—	—	—	2	10	16	4	—	—	—	32
1200 — 1500	—	—	1	1	2	6	8	1	1	—	20
1500 — 1800	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	3
1800 — 2100	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	3
2100 — 2400	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
2400 — 2700	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2700 — 3000	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
ε	2	7	36	55	43	33	18	3	2	1	200

$r = 0{,}71 \pm 0{,}035$; $Ry/x = 8{,}618 \pm 0{,}425$

симости является очень высокой и определяется коэффициентом корреляции равным + 0,71, причем с увеличением веса рыбы на 1 кг абсолютная плодовитость в среднем повышается на 4,4 тыс. икринок.

Наблюдаемая ясно выраженная зависимость абсолютной плодовитости белуги от размеров и веса рыб, равно как и чрезвычайно большие отклонения в этом отношении вполне согласуются с современными представлениями о биологическом механизме регуляции плодовитости рыб. В частности исследованиями, проведенными И. Х. Максудовым [12], установлено, что количество производимых рыбами яиц изменяется главным образом под влиянием накопленного организмом энергетического запаса, в результате относительного понижения обмена веществ с увеличением массы тела рыбы.

Относительная плодовитость у белуг различных размеров варьирует в очень больших пределах. Данные табл. 7 показывают, что в отдельных случаях она колеблется от 3290 до 13 149 икринок. В среднем же на 1 кг «живого» веса белуги приходится 6128 икринок.

Нельзя сказать, чтобы относительная плодовитость обнаруживала четко выраженную зависимость от размеров рыбы. Все же, судя по имеющимся материалам, мелкие белуги имеют несколько более повышенную относительную плодовитость по сравнению с крупными особями. Осередненные показатели табл. 8 дают некоторое основание к такому заключению.

Выводы

1. Икряность каспийской белуги, выраженная в процентах веса икры к весу «тела» рыбы, колеблется в пределах от 9,1 до 29,6%, а в среднем составляет 17,7%. Какой-либо зависимости икряности от размеров рыб не наблюдается.

2. Размеры икринок, судя по их количеству в 1 г, сильно колеблются, обнаруживая небольшую отрицательную зависимость от длины рыб.

3. Абсолютная плодовитость белуги варьирует от 224,3 до 2853,4 тыс. икринок. В отдельных, очень редких случаях плодовитость белуги достигает чрезвычайно высоких показателей и исчисляется в 7729,7 тыс. икринок. В среднем плодовитость волжской белуги равна 855,1 тыс. икринок. По сравнению с другими осетровыми белуга является рыбой, обладающей наибольшей абсолютной плодовитостью.

Таблица 5

Абсолютная плодовитость белуги различного веса («живого»)

Вес в кг	Количество икринок в тыс.			n
	наименьшее	наибольшее	среднее	
40 — 80	224,3	817,8	485,2	21
80 — 120	457,0	1311,8	781,7	22
120 — 160	554,7	1227,6	821,7	21
160 — 200	598,3	1843,7	947,6	15
200 — 240	1069,5	1438,3	1249,9	3
240 — 280	1260,3	1416,4	1361,5	4
280 — 320	960,7	2853,4	1671,7	5

Таблица 6

Корреляция между весом («живым») и абсолютной плодовитостью белуги

Количество икринок в тыс.	Вес в кг								ε
		60	100	140	180	220	260	300	
0 — 300	1	—	—	—	—	—	—	—	1
300 — 600	3	15	3	2	—	—	—	—	23
600 — 900	—	8	14	13	1	—	—	—	36
900 — 1200	—	—	5	6	4	—	1	—	16
1200 — 1500	—	1	2	—	3	2	2	2	12
1500 — 1800	—	—	—	—	—	—	1	—	1
1800 — 2100	—	—	—	—	1	—	—	—	1
2100 — 2400	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2400 — 2700	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2700 — 3000	—	—	—	—	—	—	1	—	1
ε	4	24	24	21	9	2	5	2	91

$r = 0,71 \pm 0,052$; $Ry/x = 4,443 \pm 0,325$

Таблица 7

Относительная плодовитость белуги различных размеров (l)

Размеры рыб в см	Количество икринок в штуках на 1 кг живого веса белуги			n
	наименьшее	наибольшее	среднее	
170 — 179	—	—	6642	1
180 — 189	4567	13149	8181	4
190 — 199	5457	8690	6794	2
200 — 209	4754	7742	6642	5
210 — 219	4981	8488	6498	12
220 — 229	4340	7372	5598	10
230 — 239	3787	11042	6991	11
240 — 249	3653	10428	5379	10
250 — 259	4173	9580	5768	7
260 — 269	4119	9373	5831	9
270 — 279	5200	12330	7211	6
280 — 289	5090	7623	5918	3
290 — 299	3290	9534	5870	9
300 — 309	5603	5721	5667	2

4. Куринская белуга (Huso huso caspicus natio kurensis Babushkin) по своей плодовитости заметно уступает волжской белуге (Huso huso caspicus Babushkin). Это обстоятельство еще больше обосновывает ранее сделанные нами выводы о биологической самостоятельнсоти куринской белуги, отличающейся от волжского подвида, кроме того, более поздним наступлением половозрелости и замедленным темпом роста.

5. Несмотря на весьма значительные индивидуальные отклонения, абсолютная плодовитость белуги в среднем закономерно возрастает с увеличением размеров и веса рыб.

6. Относительная плодовитость, высчитанная на 1 кг «живого» веса рыбы, варьирует у белуги в пределах от 3290 до 13 149, а в среднем составляет 6128 икринок.

Литература

1. Бабушкин Н. Я., К систематике каспийской белуги, Изв. Азербайдж. рыбохоз. ст., вып. 7, Баку, 1942.—2. Борзенко М. П., Каспийская севрюга (систематика, биология и промысел), Изв. Азербайдж. рыбохоз. ст., вып. 7, Баку, 1942.—3. Голованов Ф. Ф., Осетровые рыбы Северного Каспия, Изд. Астрыбакколхозсоюз, Астрахань, 1936.—4. Гримм О. А., Плодовитость осетровых рыб, Вестн. рыбопром., № 2, 1911.—5. Державин А. П., Куринское рыбное хозяйство и Мингечаурская проблема, Изв. Азербайдж. рыбохоз. ст., вып. 2, Баку, 1939.—6. Державин А. П., Севрюга, биологический очерк, Изв. Бакинской ихтиол. лаб., т. I, Баку, 1922.—7. Киселевич К. А., Промысловые рыбы Волго-Каспийского района, их привычки и особенности, изд. Губполитпросвета, Астрахань, 1926.—8. Максудов И. Х., Материалы к познанию биологического механизма регуляции плодовитости рыб, Зоологический журнал, т. XXIII, вып. 5, 1944.—9. Меньшиков М. И., К биологии сибирского осетра (Acipenser baeri) и стерляди (Acipenser ruthenus) р. Иртыша, Уч. зап. Перм. ун-та., т. II, вып. 1, 1936.—10. Мирзоев М. Х., Белуга, Бюлл. Всекасп. рыбохоз. эксп., № 5—6, Баку, 1932.—11. Пробатов А. Н., О возрасте аральсксго шипа, Изв. отд. прикл. ихтиол., т. IX, вып. 2, Ленинград, 1929.—12. Северцов С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, изд. АН СССР, 1941.—13. Скориков А. С., Из биологии осетровых, Вестн. рыбопром., № 1, 1911.—14. Солдатов В. К., Исследования осетровых Амура, Матер. к позн. русского рыболов., т. III, вып. 12, 1914.—15. Шмидтов А. И., Стерлядь (Acipenser ruthenus L.), Уч. зап. Казан. ун-та, т. 99, кн. 4—5, 1939.

THE FERTILITY OF THE CASPIAN BELUGA (HUSO HUSO)

N. J. BABUSHKIN

The Azerbaidjan Scientific-Research Fishery Station of the All-Union Scientific Institute of Fisheries and Oceanography

Summary

1. The spawn-content of the Caspian beluga, expressed in the per cent of the weight to the total body-weight of the fish, varies between 9.1 and 29.6, averaging 17.7. No correlation between the size of the fishes and their spawn-content has been observed.

2. The size of individual spawns, judging by their numbers per 1 g., varies greatly, manifesting a slight negative correlation with the length of the body of the fish.

3. The absolute fertility of the beluga varies between 224.3 to 2,853.4 thousand spawns. In individual, very infrequent cases the fertility of the beluga may reach extremely high values, such as 7,729.7 thousand spawns. On the average the fertility of the Volga beluga equalizes 855,1 thousand spawns. Compared with other Acipensers beluga possesses the highest absolute fertility.

4. In spite of quite considerable individual deviations, the absolute fertility of the beluga shows a regular average increase with the increase of the size and weight of the fishes.

5. Relative fertility, computed per 1 kg. of «live-weight» varies in the beluga from 3,290 to 13,149 and averages 6, 128 spawns.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 4

ЯВЛЕНИЕ «МНИМОЙ СМЕРТИ» У ПТИЦ

В. В. РОЛЬНИК

Естественно-научный институт им. П. Ф. Лесгафта

В летние сезоны 1939 и 1940 гг. в заповеднике «Семь островов» на Баренцовом море мы проводили опыты с птенцами 14 видов северных птиц для изучения влияния температуры среды на температуру тела птенцов.

Исследованные виды птиц по срокам установления терморегуляции можно было разделить на три группы.

У первой группы птенцы после вылупления голые, беспомощные, и терморегуляция у них устанавливается через много дней после вылупления. До наступления дня установления терморегуляции температура тела птенцов при температуре среды +5°, +10° (температура обычная в летние месяцы в заповеднике «Семь островов») быстро понижается, приближаясь к температуре окружающего воздуха. В день установления терморегуляции происходит быстрое изменение реакции температуры тела птенца на температуру среды. Температура тела птенца при той же температуре среды (+5°, +10°) в течение продолжительного времени (14—16 часов) не понижается или понижается на 2—3°, превосходя температуру среды на 28—30°. Таким образом, в раннем возрасте птенец проходит стадию пойкилотермности, повторяя в онтогенезе филогенетическое происхождение птиц от рептилий. К первой группе — так называемых птенцовых — среди исследованных нами птиц относились: баклан — Phalacrocorax aristoteles (L.), пуночка — Plectofenax nivalis (L.) и луговой конек — Anthus pratensis (L.).

У птенцов второй группы терморегуляция устанавливается сразу же после вылупления; они вылупляются опушенными и самостоятельными. В наших опытах ко второй группе — так называемым выводковым — относились птенцы гаги обыкновенной — Somateria mollissima (L.), у которых терморегуляция устанавливается между вторым и седьмым часом после вылупления.

О третьей группе — полувыводковых птиц — впервые упомянул Грёббельс (Groebbels) в 1932 г., относя к ней только чаек. Нам удалось экспериментально доказать наличие группы полувыводковых птиц и отнести к ним не только чаек [сизую — Larus canus L., серебристую — Larus argentatus Pontopp. и моевку — Rissa tridactyla (L.)], но и чистиковых [тонкоклювую кайру — Uria aalge (Pontopp.), гагарку — Alca torda L., чистика — Cepphys grylle (L.) и тупика — Fratercula arctica (L.)]. Оказалось, что между птенцовыми и выводковыми в сроках установления терморегуляции существует целый ряд переходов — от 1,5—2 дней после вылупления у серебристой чайки, до 6—7 дней после вылупления у чайки моевки. При этом серебристую почти можно причислить к выводковым, а моевку — к птенцовым.

Процесс развития и установления терморегуляции у птенцов второй и третьей групп проходит так же, как у птенцов первой.

Изучая влияние температуры среды на температуру тела птенца, мы неоднократно наблюдали следующее явление. При помещении птенца с

неустановленной терморегуляцией в холодильник с температурой +5°, +10°, вместе с понижением температуры тела постепенно понижаются и все проявления жизни. Вначале птенец становится менее подвижным, затем ложится, все меньше и меньше двигается, потом тяжело и редко дышит и, наконец, совершенно перестает двигаться. Вместе с уменьшением подвижности уменьшается и количество дыханий — от 60 в минуту в начале опыта до полного прекращения дыхания. Одновременно уменьшается и количество сердцебиений: в начале опыта их бывает больше 500, затем это число понижается до 100—120, и, наконец, сердцебиение совершенно прекращается. В некоторых случаях в это время у птенца теряется даже раздражимость: прикосновение к телу птенца, находящегося в таком состоянии, не вызывает движений. Таким образом, мы имеем налицо все признаки смерти.

В таком состоянии птенец может пробыть более часа. Затем, помещенный в среду с более высокой температурой, птенец постепенно оживает. Сердце снова начинает биться, возобновляется дыхание, птенец начинает двигаться. Одновременно с этим повышается и температура тела. Через некоторое время и поведение птенца, и температура его, и сердцебиение становятся нормальными.

Приведем один из протоколов опыта (табл. 1).

Доведение птенца до такого безжизненного состояния может быть неоднократным, и после отогревания птенец снова возвращается к нормальному состоянию. Некоторых птенцов, бывших в безжизненном состоянии во время опыта, мы помещали затем обратно в гнездо, охраняемое родителями, и птенцы нормально развивались. Насколько нам известно, такое состояние у птиц не описано до сих пор в литературе. Это состояние прекращения жизненных проявлений дыхательных движений, сердцебиений, подвижности и раздражимости при понижении температуры тела у птенцов с неустановленной терморегуляцией, кажущееся «смертью, с последующим оживлением» при помещении птенца в более теплую среду, мы назвали «мнимой смертью».

Явление замедления жизненных процессов при понижении температуры среды у животных различных классов беспозвоночных и позвоночных издавна описывалось в литературе. Приостановка или полная остановка жизненных процессов называлась разными авторами по-разному: «мнимая смерть» — Эренберг (Ehrenberg [7]), «скрытая жизнь» — Клод Бернар (Claude Bernard [6]), «анабиоз» — Прейер (Preyer [13]), «преанабиоз» — Монтероссо (Monterosso [11]), «спячка» и др. Наиболее употребительными терминами в последнее время являются «анабиоз» и «спячка».

Шмидт [3] считает спячку частным случаем анабиоза. Автор объединяет под понятием «анабиоза» все явления угнетения жизни кроме гипноза, сна и каталепсии. Калабухов [1], поясняя различие между понятиями «анабиоза» и «спячки», пишет, что, в отличие от анабиоза, «в спячке... жизненные процессы идут непрерывно, хотя и очень замедленно». Автор указывает, что во время спячки у млекопитающих дыхание и сердцебиение замедляются в 10 и более раз, но не прекращаются, несмотря на то, что температура тела животного во время спячки бывает только несколько выше или ниже нуля. Автор отмечает способность животных, впадающих в спячку, охлаждаться до низкой температуры (даже ниже нуля) без нарушения координации между отдельными физиологическими процессами.

Но ни один из авторов, исследовавших влияние низких температур на организм [12, 4, 5, 3, 1, 2 и др.], не указывает на явление спячки, анабиоза или чего-либо подобного у птиц.

Описанное нами явление временной приостановки жизненных процессов у птенцов, внешне похожее на смерть, с последующим «оживле-

Протокол опыта охлаждения однодневного птенца чайки моевки

17. VII. 1940. До опыта: вес –38,5 г, дыхательных движений 60, температура тела +36°, температура холодильника +6,5°, температура инкубатора +35°.

Время после начала опыта	Температура тела птенца	Примечания
30 м.	29,8°	Сидит
1 ч.	24,0°	Лег, голова на бок
1 ч. 15 м.	19,8°	Очень плохо себя чувствует
1 ч. 30 м.	17,3°	Едва жив
1 ч. 45 м.	14,5°	Двигается только при трогании
2 ч.	12,3°	Не двигается — смерть
2 ч. 05 м.	—	Помещен в инкубатор
2 ч. 25 м.	—	Ожил
2 ч. 55 м.	26,0°	—
3 ч. 25 м.	29,0°	—
3 ч. 35 м.	—	Перенесен в холодильник
3 ч. 55 м.	26,2°	—
4 ч. 25 м.	18,0°	Плохо себя чувствует, голова на бок
4 ч. 35 м.	16,0°	Тяжело и редко дышит
4 ч. 50 м.	15,1°	Вытягивает лапки назад
5 ч. 05 м.	13,5°	Двигается только при трогании
5 ч. 25 м.	10,8°	Не двигается—смерть
5 ч. 40 м.	10,8°	Перенесен в инкубатор
5 ч. 54 м.	16,5°	Открыл рот, потянулся
6 ч. 00 м.	20,6°	Очень редкие движения, дыхательные движения спазматические, редкие
6 ч. 10 м.	21,6°	16 дыханий в минуту
6 ч. 20 м.	23,6°	Дыханий—20, сердцебиение—160, подымает крылья и немного голову
6 ч. 35 м.	27,0°	Дыхательных движений—26, самостоятельно подымает голову
6 ч. 50 м.	29,0°	Дыхательных движений — 28, сердцебиений больше 160.
7 ч. 05 м.	30,5°	Бойко передвигается по инкубатору

нием», нельзя назвать ни анабиозом, в смысле полного прекращения жизни, ни спячкой, являющейся приспособлением животного к продолжительному перенесению неблагоприятных условий среды.

Применяемый нами термин «мнимая смерть» нам кажется наиболее точно отражающим описываемое явление, подчеркивающим внешнюю картину непродолжительной смерти животного с возможностью возвращения к нормальному состоянию. Как мы уже указывали, термин «мнимая смерть» был применен Эренбергом [7] еще ранее термина «анабиоз», чтобы подчеркнуть, что картина смерти является кажущейся. Небольшим возражением против применения термина «мнимая смерть» к описанному нами явлению является употребление этого термина некоторыми зоопсихологами при описании явления притворной смерти у насекомых в качестве защиты. Но в этом смысле термин «мнимая смерть» употребляется только с конца XIX в., мало распространен и применяется лишь в описании поведения насекомых. Итак, не найдя лучшего термина, отражающего сущность описанного нами для птиц явления, мы считаем возможным называть его мнимой смертью.

В табл. 2 сведены данные о температуре наступления мнимой смерти, о температуре, после которой птенцы данного вида могут оживать, и о температуре, вызывающей необратимую гибель птенца.

При температуре тела +9°, +15° птенцы с неустановленной терморегуляцией почти всех исследованных нами видов птиц впадают в состояние мнимой смерти. Температура тела птенца с установленной тер-

Таблица 2

Температура наступления мнимой смерти, оживания и гибели птенцов

Вид	Терморегуляция устанавливается	Колич. опытов с наступлением мнимой смерти	Возраст опытных птенцов	Температура тела при наступлении мнимой смерти	Продолжительность мнимой смерти в опытах, в минутах	Температура, после которой птенец может ожить	Температура птенца, при которой он погибает
Гага обыкновенная	Между 2 и 7-м часом	1	2 часа	16,1°	—	—	11,7°
Серебристая чайка	Между 1,5 и 2-м днем	2	1 день	11,4—15,0°	—	—	11,4—13,5°
Сизая чайка	Между 2 и 3-м днем	2	1—2 дня	11,6—13,3°	5—25	11,0—13,3°	—
Поморник короткохвостый	—	6	1—4 дня	10,8—14,0°	5—35	10,8—13,3°	8,8°
Тонкоклювая кайра	Около 3-го дня	8	1—3 дня	9,7—13,6°	5—135	8,6—11,6°	8,3°
Толстоклювая кайра	—	1	1 день	11,3°	55	10,3°	—
Гагарка	Около 3-4-го дня	3	1 день	8,3—12,6°	60	10,9—11,0°	8,1°
Чистик	Между 3 и 4-м днем	7	1—3 дня	9,6—12,3°	30—65	7,3—11,5°	—
Тупик	Около 6-7-го дня	5	1—4 дня	10,1—11,8°	5—15	9,8—12,7°	—
Чайка моевка	Между 6 и 7-м днем	5	1—6 дней	10,8—15,1°	5—15	10,8—12,3	9,0—10,8°
Луговой конек	—	2	2 дня	9,1—10,4°	2—10	8,8°	—
Хохлатый баклан	Между 13 и 20—25-м днем	5	1—13 дней	12,1—13,6°	1—5	12,8—13,6°	12,1—12,3°

морегуляцией при температуре проводимых нами опытов (+5°, +10°) не понижалась, и следовательно, мнимой смерти у них не наблюдалось. Вследствие небольшого количества опытов нам не удалось наблюдать ни одного случая оживления после наступления мнимой смерти у серебристой чайки и гаги. Поэтому мы не можем сказать, возможна ли мнимая смерть у птенцов этих видов птиц.

В опытах Кафтановского с птенцами лысухи в Астраханском заповеднике, проделанных по нашей просьбе, мнимая смерть наблюдалась у двух из трех подопытных птенцов. Один из этих птенцов ожил после мнимой смерти, но вскоре погиб, и лишь один действительно ожил. Мнимая смерть у птенцов лысухи продолжалась всего лишь 5 минут с температурой тела +12°, +15°, и все же двое из трех птенцов этого южного вида птиц погибло.

Продолжительность мнимой смерти в опытах 1939 г. после прекращения подвижности птенца доходила до 2 час. 15 мин. (тонкоклювая кайра), а в опытах 1940 г. после прекращения дыхания, сердцебиения и раздражимости достигала 1 часа 5 мин. (чистик). Повидимому, время пребывания в состоянии мнимой смерти не играет роли в том, оживет ли птенец или нет. Так, после 2 час. 15 мин. мнимой смерти птенец тонкоклювой кайры ожил, а после 20 мин. мнимой смерти в другом опыте птенец этого же вида и возраста погиб; однодневный птенец гагарки ожил после 60 мин. мнимой смерти, а другой птенец этого же возраста и вида погиб после 20 мин. мнимой смерти.

Возможность оживания зависит от температуры тела птенца в конце опыта охлаждения. Следовательно, существует критическая температура тела, ниже которой наступает необратимая гибель птенца. Мы с

несомненностью можем заключить, что для птенцов каждого вида существует своя критическая температура гибели. Нельзя еще с достоверностью утверждать, но, повидимому, эта температура выше для птенцов выводковых и птенцовых и ниже для птенцов полувыводковых птиц. Если добавить к этому, что в последние день-два перед установлением терморегуляции критическая температура, повидимому, становится несколько выше, то можно предположить следующее. Птенцовые труднее переносят низкие температуры, так как совершенно не имеют механизма к сопротивлению низким температурам среды. Выводковые (гага) и близкие к ним по сроку установления терморегуляции полувыводковые (серебристая чайка), вследствие близости периода установления терморегуляции, имеют более высокую критическую температуру. Остальные же полувыводковые, будучи более самостоятельными, чем птенцовые, но с более поздним установлением терморегуляции, чем выводковые, имеют более низкую критическую температуру. Терновский наблюдал на острове Харлов заповедника «Семь островов» явление мнимой смерти в природе. Он нашел в покинутом родителями гнезде двух птенцов сизой чайки, не проявлявших никаких признаков жизни, и подложил их в другое гнездо, куда вскоре возвратились насиживающие самец и самка. На следующий день он обнаружил, что оба птенца ожили.

Состояние мнимой смерти безусловно еще требует детального физиологического изучения.

Явление мнимой смерти, как нам кажется, представляет большой интерес и может быть объяснено с двух точек зрения. С одной стороны, способность птенца с неустановленной терморегуляцией при неблагоприятной температуре среды впадать в состояние мнимой смерти с почти полным прекращением жизненных процессов, а затем оживать при благоприятных температурных условиях — является повторением в онтогенезе способности пойкилотермных предков — рептилий — при неблагоприятных условиях залегать в спячку. С другой стороны, мнимая смерть может являться одним из приспособлений к неблагоприятным температурным условиям жизни птиц на севере. Во время отлета родителей с гнезда для поисков пищи птенцы подвергаются значительному охлаждению, так как температура воздуха в местах гнездовий этих видов равна +5°, +12°. Птенцы с неустановленной терморегуляцией во время отлета родителей охлаждаются, и температура их тела понижается. Поддержание жизненных процессов в это время требовало бы большого расхода энергии, а следовательно, и увеличенного расхода питательных веществ. Таким образом, явление мнимой смерти можно рассматривать как выработавшуюся в результате естественного отбора способность к экономии питательных веществ.

Резюме

Во время опытов по охлаждению, проводившихся в заповеднике «Семь островов» на Баренцовом море в летние сезоны 1939 и 1940 гг., нами было обнаружено, что у птенцов с неустановленной терморегуляцией при понижении температуры тела до +9°, +15° прекращаются все проявления жизни: подвижность, дыхание, сердцебиение, раздражимость. При отогревании таких, уподобившихся мертвым, птенцов они оживают и продолжают нормальное развитие. Это явление мы назвали мнимой смертью. Мнимую смерть мы наблюдали почти у всех видов исследованных нами птиц. Длительность мнимой смерти доходила до 2 час. 15 мин., если считать с момента прекращения подвижности, и только до 1 часа 5 мин. после прекращения дыхания, сердцебиения и раздражимости. Объяснение явления мнимой смерти может быть двояким: это, с одной стороны, повторение в онтогенезе способности предков

(рептилий) при низких температурах среды залегать в спячку. С другой стороны, мнимая смерть может являться вторичным приспособлением к жизни на севере при неблагоприятных температурных условиях. В состоянии мнимой смерти не расходуется такого большого количества питательных веществ, какое требуется на поддержание жизненных процессов при низкой температуре среды, которой подвергаются птенцы во время отлета родителей.

Литература

1. Калабухов Н. И., Спячка животных, Биомедгиз, 1936.—2. Рюмин А. В., Изменение чувствительности организма птиц к температуре, Вопросы экологии и биоценологии, № 7, 1939.—3. Шмидт П. Ю., Анабиоз, Биомедгиз, 1935.—4. Baldwin S. P. a. Kendeigh S. Ch., Physiology of the temperature of birds, Sc. Publ. of the Cleveland Museum of Nat. History, v. III, 1932.—5. Bêlehrádek J., Temperature and living matter, Berlin, 1935.—6. Bernard Claude, Lecons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux, Paris, 1878.—7. Ehrenberg G. G., Beiträge zur Kenntniss der Organisation d. Infusorien etc., Abh. Berl. Akad. d. Wissensch., 1830.—8. Kendeigh S. Ch. a. Baldwin S. P., Development of temperature control in nestling house Wrens, The Amer. Naturalist, v. LXII No. 680, 1928.—9. Kendeigh S. Ch., The role of environment in the life of birds, Ecol. Monogr., 4, 1934.—10. Kendeigh S. Ch., The relation of metabolism to the development of temperature regulation in birds, Journ. Exp. Zool., 82, 1939.—11. Monterosso B., Studi cirripedologici, I. Amdrobiosi, clidotropismo e allevamento di Chthamalus stellatus. Atti Acc. Gibenia, ser. 3, v. 15, 20. 1926.—12. Pembrey M. S., The effect of variations in the external temperature upon the output of carbonic acid and the temperature of young animals, Journ. Physiol., v. XVIII, 1895.—13. Preyer W., Die Erforschung des Lebens, Jena, 1873.

THE PHENOMEN OF «APPARENT DEATH» BY BIRDS

V. V. ROLNIK

Lesghaft Institute of Natural Sciences

Summary

This work was carried on the writer during the summers of 1939 and 1940 in the Seven Islands Reservation in the Barentz Sea. During the experiments which were carried on to ascertain the effect of low temperatures upon the body temperature of 14 species of northern birds, an interesting phenomen has been observed. With the decrease of body temperature (down to $+9° + 15°$ C), nestlings that have no temperature control manifest no trace of life: mobility ceases, respiration breaks off, the heart stops beating and even the ability to be irritated is lost. After these nestling, which seemed to be dead, are warmed, they come to life again and resume their normal development. This phenomen we name «apparent death». Apparent death was observed in nearly all the species of birds that we had studied. Apparent death lasted up to 2 hours and 15 minutes, counting the moment of the disappearance of mobility as the beginning, and only 1 hour and 5 minutes from the moment of the ceasing of all traces of life.

The phenomen of apparent death may be explained in two ways. On one hand it is the recapitulation in the ontogenese of birds the ability of their ancestors (reptilians) to hibernate at low air temperatures. Further, when the bird parents are not in the nest, the low surrounding temperature would cause a great expenditure of nutriments by the nestling, to recompensate the absence of warmth received from the bird-parents. But in the state of apparent death the expenditure of nutriments greatly reduces. Thus, on the other hand, the apparent death may be a reiterative adaptation for the northern life under low air temperatures.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 4

РАЗВИТИЕ СКЕЛЕТА ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ЧЕЛОВЕКА И НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В. П. ЯКИМОВ

Институт этнографии Академии Наук СССР, Ленинград

Рука человека резко отличается от передних конечностей млекопитающих способностью выполнять тончайшие и разнообразные трудовые операции. Прежде чем рука человека достигла, как пишет Энгельс [15], «той высокой ступени совершенства, на которой она смогла, как бы силой волшебства, вызвать к жизни картины Рафаэля, статуи Торвальдсена, музыку Паганини», она прошла долгий эволюционный путь.

Чрезвычайно интересным является решение вопроса: что в строении руки человека унаследовано от его предков и что является филогенетически новым, присущим только человеку? Исследование развития руки (как и всякого другого органа) для решения этого вопроса должно проводиться в сопоставлении с изучением тех млекопитающих, которые значительно отличаются от человека в систематическом отношении и передние конечности которых представляют примеры ярко выраженной специализации в определенном направлении. Подобный метод сравнительного исследования позволяет установить, какие структуры обусловлены общностью эмбрионального развития конечностей всех млекопитающих и какие представляют собою новый признак, появившийся вследствие узкого приспособления к условиям существования и к определенной функции.

В настоящей работе мы попытались исследовать процесс формирования дефинитивных отношений скелета передних конечностей человека и некоторых млекопитающих, конечности которых специализированы в определенном направлении. Главное внимание было обращено на ранние стадии развития, которые мало представлены в исследованиях других авторов. Применение метода пластической реконструкции позволило получить вполне отчетливое представление о ходе формообразования скелета конечностей и достаточно точно сделать необходимые измерения. Материалом для исследования послужили ранние эмбрионы человека размером в 15, 21, 24 и 31 мм, коровы — в 16, 21, 5, 28, 39 и 87 мм, крота — в 12 и 26 мм, дельфина — в 21 и 25 мм, летучей мыши — в 10 мм, а также скелеты взрослых особей сравниваемых животных. Из зародышей, фиксированных сулемой с уксусной кислотой, после тотального окрашивания борным кармином изготовлялись серии эмбриологических срезов. Эмбриологические срезы, после окраски по Штеру, служили материалом для изготовления, по зарисовкам, восковых пластических реконструкций.

Переходим к изложению полученных данных.

1. Нашими наблюдениями подтверждается факт раннего формирования рельефа костей, независимо от деятельности мышц. Характерный для дефинитивного строения рельеф, все отростки, особенно в местах прикрепления мышц, появляются у очень ранних эмбрионов (эмбрионы человека в возрасте 2—3 месяцев, теленка — 2—$2^1/_2$ месяца и т. д.), т. е.

задолго до начала мышечных сокращений. Это особенно отчетливо видно на плечевой кости крота, имеющей в дефинитивном состоянии чрезвычайно причудливую форму. В основных чертах кость уже сформирована у эмбриона крота размером в 12 мм, и почти не отличима от взрослой у эмбриона в 26 мм. Эти наблюдения и данные других авторов [3] показывают, что здесь мы имеем дело с подменой факторов, внешних для данного органа, наследственными, стимулирующими развитие тех же самых образований,— т. е. с процессом, глубоко проанализированным в работах Машковцева [4, 5].

2. В развитии скелета конечностей отмечается более быстрое формирование проксимальных элементов по сравнению с дистальными. У всех эмбрионов и плодов наблюдалось понижение степени зрелости тканей, образующих скелет конечностей, по направлению от туловища. Подобный же градиент наблюдался и в отношении сформированности суставов и степени оформленности закладок костей.

3. Наблюдается раннее проявление признака, характерного для приматов вообще и для человека в особенности,— противопоставление большого пальца. Уже у эмбриона человека размером в 15 мм большой палец руки располагается несколько в иной плоскости, чем остальные. У эмбриона размером в 21 мм большой палец расположен по отношению к остальным пальцам в другой плоскости, и несколько им противопоставлен (рис. 1). Это наблюдение противоречит данным Шульца (Schutz ([15]), который указывал, что все пальцы кисти у 8—9-недельных эмбрионов лежат в одной плоскости. Данные вошли в капитальный учебник Мартина (Martin [13]. Г. Бонч-Осмоловский [1, 2], основываясь также на данных Шульца, говорит о естественном выпадении из онтогенеза недавнего филогенетического признака, каким, по его мнению, является противопоставление большого пальца.



Рис. 1. Пластическая реконструкция кисти правой руки эмбриона человека размером 21 мм. Первый палец (+) расположен в другой плоскости по отношению к остальным

Этот вопрос нуждается в специальном обсуждении. Мне кажется, что данные, полученные в настоящей работе, подтверждают факт давнего филогенетического существования противопоставления. Обезьяноподобный предок человека обладал способностью оппозиции большого пальца. Вероятно эта способность была слабее выражена, чем у современного человека, что выявляется в строении кисти неандертальцев [1].

Приспособление передней конечности к опорной функции после перехода предка человека от древесного к наземному существованию совершенно не требовало утраты седловидного сустава, а следовательно, и противопоставления большого пальца, как это полагает Бонч-Осмоловский ([1], стр. 142). Передвижение в условиях скалистых гор (принимая в этой части оригинальную гипотезу Сушкина) требует от пальцев кисти высокой подвижности, так как «руки... помогают лазанию самым разнообразным образом, то цепляясь пальцами (разрядка моя.— *В. Я.*), то обнимая предмет...» ([8], стр. 273). Примером кисти, выполняющей опорную функцию и сохранившей хватательные способности и противопоставление относительно хорошо развитого большого пальца, является кисть павианов, ведущих наземный образ жизни в условиях скалистого ландшафта. Кисть предков человека при жизни среди скал эволюционировала по пути развития высокой подвижности пальцев и оппозиции большого пальца, сохраняя, таким образом, признаки древесного приспособления и совершенствуя их в процессе трудовой деятельности.

4. Большой интерес в развитии скелета передних конечностей человека и млекопитающих представляет процесс изменения положения костей предплечья во время эмбриогенеза. Прежде чем перейти к обсуждению наблюдений над этим процессом на ранних стадиях развития, необходимо кратко остановиться на описании дефинитивного положения костей предплечья у четвероногих вообще и у некоторых млекопитающих в частности.

Наиболее примитивные отношения лучевой и локтевой костей наблюдаются у амфибий. У саламандр, тритонов и других лучевая и локтевая кости лежат почти параллельно и перекрест этих костей только намечен незначительным выходом проксимального конца луча вперед относительно локтевой кости. Опора волярной поверхностью кисти на почву достигается поворотом всей конечности в области плечевого сустава так, что локоть обращен латерально и немного назад, а пальцы направлены в стороны и несколько краниально. Следовательно, у хвостатых амфибий мы можем отметить начало процесса пронации парных костей предплечья. При этом проксимальный конец лучевой кости перемещается на внутреннюю поверхность локтевой. Парные кости несколько перекрещиваются, и кисть волярной поверхностью обращена каудально (или к почве у стопоходящих животных).

У рептилий (особенно у крокодилов) лучевая кость еще больше выходит вперед локтевой кости в области локтевого сустава, в результате чего положение пронации усиливается. Локоть у рептилий направлен более каудально.

В передних конечностях млекопитающих мы встречаемся с различно выраженной степенью пронации. Наименее она выражена у однопроходных, у которых кости предплечья почти не перекрещены и лучевая кость лишь немного выходит вперед локтевой, как бы несколько оттесняя последнюю назад.

Наиболее полно пронация выражена у копытных, причем пронированное положение парных костей предплечья фиксировано путем образования синостоза. Пронации сопутствовало оттеснение локтевой кости назад более развитым лучом. Вследствие такого налегания костей предплечья, а также вследствие синостозирования этих костей у копытных полностью утрачивается подвижность парных костей предплечья относительно друг друга.

У человека и приматов положение костей предплечья представляет резко отличную картину. Проксимальные концы обеих костей предплечья, соединяясь с плечевой костью, остаются лежать почти рядом. Головка луча развита значительно слабее проксимального конца локтевой кости и лишь немного выдвинута вперед по отношению к локтевой кости. Пронация и супинация совершаются путем движения в комбинированном луче-локтевом суставе. Подвижность костей предплечья очень велика и возможность супинации, особенно у человека, полная (около 150°).

При увеличении степени фиксирования пронации костей предплечья у различных млекопитающих наблюдается все более мощное развитие проксимального эпифиза лучевой кости. Наглядное представление о степени развития головки лучевой кости и оттеснения кзади проксимального эпифиза локтевой кости, по мере утраты возможности супинации, дает соотношение суставных поверхностей плечевой и лучевой, а также локтевой костей в локтевом суставе. При этом ширина проксимальных суставных поверхностей обеих костей предплечья, измеренная по оси вращения, выражается в процентах аналогично измеренной ширины дистальной суставной поверхности плечевой кости. У животных с полно выраженной фиксированной пронацией (копытные) этот свое-

образный «суставной индекс» равен 90—100%. У человека и приматов, обладающих свободой движения костей предплечья, относительная ширина головки луча равна только 50—56%. Остальные сравниваемые животные занимают промежуточное положение (рис. 2).

На самых ранних стадиях развития (эмбрион человека размером в 9 мм, исследованный Бардином и Льюисом, Bardeen a. Lewis [11, 14], эмбрион теленка — 16 мм, изученный нами) у человека и копытных закладки костей лежат почти параллельно и кисть находится в положении полусупинации. Ладонная поверхность кисти направлена медиально, первый палец направлен краниально. В процессе дальнейшего развития

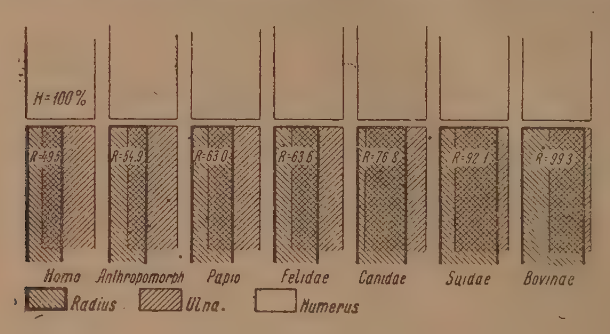


Рис. 2. Относительная ширина головки лучевой кости у различных млекопитающих.

(эмбрион человека — 15 мм, теленок — 21,5 мм) изменение положения костей предплечья у человека и копытных совершается одинаковым путем. Локтевая кость в области венечного отростка образует резкий «штыкообразный» изгиб в латеральную сторону.

Этот процесс изгиба локтевой кости, повидимому, вызван ее перемещением в области локтевого сустава в связи с образованием на плечевой кости новой суставной фасетки (третичной), характерной для всех млекопитающих (Дружинин). Лучевая кость при этом переходит на внутреннюю поверхность локтевой кости. Связанная с лучом кисть принимает более пронированное положение. Но еще на более поздних стадиях как у эмбрионов человека, так и у эмбрионов коровы происходит выпрямление локтевой кости.

Происходящий как будто одинаково у обеих форм процесс распрямления локтевой кости приводит к совершенно различным результатам. У человека локтевая кость при выпрямлении вторично становится почти параллельно лучевой с ее медиальной стороны, что ведет к супинированию кисти. У теленка же локтевая кость и после выпрямления остается позади луча, а своим дистальным концом еще более выходит на латеральную сторону. Кисть, соединенная с костями предплечья, поворачивается ладонной поверхностью в разгибательную сторону, т. е. получает положение полной пронации. Весь этот процесс схематически показан на рис. 3. Невыход локтевой кости из-под луча у копытных связан с мощным развитием проксимального эпифиза закладки луча и вытеснением локтевой кости на его дорзальную сторону. Ширина суставной поверхности головки луча относительно плечевой кости у эмбриона человека равна только 44%, а у эмбриона коровы соответствующей стадии развития — 74%.

5. Так как процесс пронации на ранних стадиях развития копытных и человека совершается не путем движения лучевой кости в локтевом и луче-локтевом суставах под действием мышц (как у взрослого человека и у приматов), а путем изгиба и морфологического подрастания

локтевой кости под лучевую, следует различать два вида пронации: морфологическую, наблюдаемую при развитии копытных и человека, и динамическую, характерную для взрослых приматов и человека. Морфологическая пронация, наблюдаемая при развитии человека и копытных, закрепляется в дефинитивном состоянии у копытных и других млекопитающих.

6. Сходство в начальных стадиях процесса, ведущего к пронированию у человека и копытных (пронация которых во взрослом состоянии принципиально различна) и приводящего к различным результатам на более поздних стадиях, может служить примером развития по способу девиации [6, 7]. На ранних стадиях рука человека рекапитулирует морфологическую пронацию, характерную для взрослых бегающих млекопитающих, а вторично приобретает способность к динамической пронации.

7. Путь развития предплечья у человека с очевидностью говорит о вторичности почти параллельного положения костей предплечья, приобретенного человеком и приматами в процессе эволюции. Поэтому совершенно ошибочным являются утверждения некоторых авторов [10, 12], что сохранение параллельности лучевой и локтевой костей можно рассматривать как сохранение примитивного признака, свойственного амфибиям. Параллельное положение костей предплечья у взрослого человека качественно отличается от почти параллельного расположения этих костей у низших четвероногих. Рука человека приобретает новую способность к свободному движению, пронации и супинации, совершающемуся в локтевом и двух луче-локтевых суставах. Расположение костей предплечья почти параллельно друг другу, и особенно то, что их проксимальные концы, сочленяясь с плечевой костью, лежат рядом, не налегая друг на друга, дает ту свободу и то многообразие движений, которые выделяют хватательную руку приматов из ряда передних конечностей других млекопитающих.

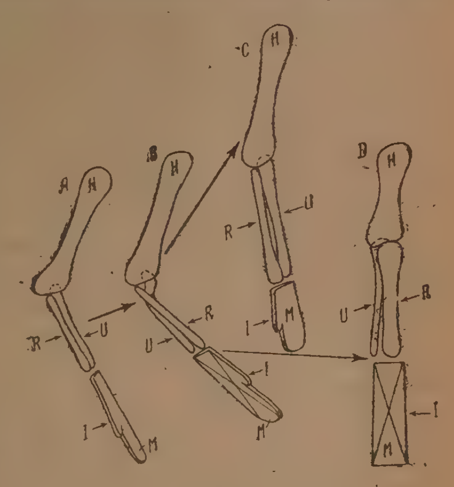


Рис. 3. Схема изменения взаиморасположения костей предплечья в онтогенезе Homo и Bos. *A* и *B* последовательные эмбриональные стадии обеих форм; *C* (Homo) и *D* (Bos)—взрослое состояние; *H*—плечевая кость, *R*—лучевая, *U*—локтевая; *M*—кисть (перекрещена тыльная сторона); *I* — место первого пальца

8. Элемент примитивности в строении руки (пятипалость, раздельность большинства костей запястья и др.) указывает на направление специализации руки не в сторону какой-либо одной функции, подавляющей все остальные, в результате чего конечность стала бы моно- или олигофункциональной, а в сторону дальнейшего развития мультифункциональности. Это качество сыграло решающую роль в становлении человека. Усиление мультифункциональности происходило без значительных морфологических преобразований, на базе относительно примитивных морфологических отношений.

9. У крота и у летучей мыши кости предплечья находятся в положении полупронации. За отсутствием ранних стадий процесс образования этого положения в онтогенезе прослежен не был. Любопытно отметить наличие у обеих форм, на проксимальном конце лучевой кости, отрост-

ков («локтевой отросток» лучевой кости), которые, повидимому, служат для фиксации полупронированного положения костей предплечья. Это приспособление приобретает особенно важное значение, если учесть функциональную нагрузку, падающую на конечности этих животных. Можно эти отростки назвать «фиксирующими отростками» лучевой кости. Сходные по своему функциональному значению эти отростки у обеих форм располагаются на различных участках лучевой кости и не являются гомологичными.

Полученные данные не могут претендовать на полноту и требуют постановки новых исследований, проведенных на различных видах, и не только по развитию скелета, но и по развитию мышц, нервов и сосудов конечностей. Подобное комплексное исследование даст в руки материал для понимания эволюции конечностей четвероногих.

Литература

1. Бонч-Осмоловский Г. А., Кисть ископаемого человека из грота Киик-Коба, Палеолит Крыма, вып. II, 1941.— 2. Бонч-Осмоловский Г. А., Эволюционное значение противопоставления большого пальца кисти, Журн. общей биологии, т. V, № 1, 1944.— 3. Гёксли Дж. и Де-Бёр Г., Экспериментальная эмбриология, М.—Л., 1936.— 4. Машковцев А. А., Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1936.— 5. Машковцев А. А., Роль функции при развитии органов позвоночных животных, Тр. лаб. эвол. морф. АН СССР, т. II, 1935.— 6. Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции, Берлин, 1921.— 7. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, М.—Л., 1939.— 8. Сушкин П. П., Высокогорные области земного шара и вопрос о родине первобытного человека, Природа, № 3, 1928.— 9. Энгельс Ф., Диалектика природы, 1936.—10. Abel O., Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere, 1931.— 11. Bardeen C. R. a. Lewis W. R., Development of the limbs, body wall and back in man, Amer. Journ. Anat., v. I, 1901.— 12. Clark W. E. Le Gros, Early forerunners of man, 1934.— 13. Martin R., Lehrbuch der Anthropologie, Bd. I—III, 1928.— 14. Lewis W. R., The development of the arm in man, Amer. Journ. Anat., v. I, 1902.— 15. Schultz Ad. H., Fetal growth of man and other primates, Quart. Rev. Biol., v. I, 1926.

THE DEVELOPMENT OF FORELIMBS IN MAN AND SOME MAMMALS

V. P. JAKIMOV

Institute of Ethnography of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

The present work is devoted to investigation of the early stages of embryonic development of the forelimb skeleton in embryos of man (15, 21, 24 and 31 mm.), of the cow (16, 27.5, 28, 29 and 37 mm.), of the mole (12 and 26 mm.), of the dolphin (21 and 25 mm.) and of the bat (10 mm.). Technique of plastic reconstructions was employed in these investigations. A very early formation of the relief of bones and of external features of hand (in particular the position of the thumb opposed to the other fingers, see Fig. 1) in embryos of man as compared to the other mammals was ascertained.

A comparative study of the development of pronatio manifested differently in man and in mammals has been made next in course of this investigation. An increase in size of the proximal end of the head of the radius bone in the series of mammals in comparison to man was observed (see Fig. 2). At first the development proceeds similarly (see Fig. 3) until the stage of bayonet curvature of the ulna bone. This state of morphological pronatio persists in mammals for the rest of their life. In man, however, the development diverges and follows a different course (by the mode of deviation) and the hand secondarily acquires a relatively more loose dynamic pronatio. A great multifunctionality of man's hand is thus attained.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 4

ДДТ-ПИРЕТРУМОВЫЕ АЭРОЗОЛИ — НОВОЕ СРЕДСТВО ДЛЯ УНИЧТОЖЕНИЯ КОМАРОВ И ДРУГИХ НАСЕКОМЫХ

Сообщение 1. Испытание американских препаратов

Б. Н. НИКОЛАЕВ и А. В. ГУЦЕВИЧ

Научно-исследовательский медицинский институт Военно-морских сил (начальник отдела — Б. Н. Николаев) и кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова (начальник кафедры — акад., генерал-лейтенант м/сл. Е. Н. Павловский)

DDT-PYRETHRUM AEROSOLS — A NEW METHOD FOR THE CONTROL OF MOSQUITOES AND OTHER INSECTS

I. The test of american preparations

B. N. NICOLAIEV and A. V. GUTSEVICH

The Medical Research Institute of Navy (Head of the Department — B. N. Nicolaiev) and the Department of Biology and Parasitology (Head — E. N. Pavlovsky, Member of the Academy, Lieutenant-General of Medical Service) of the Kirov Academy of Military Medicine

В системе противомалярийных мероприятий значительное место отводится борьбе с окрыленными комарами. План противомалярийной работы в четвертой пятилетке предусматривает широкое внедрение истребления комаров в помещениях. Эта обширная задача не может быть успешно разрешена с помощью примитивных способов истребления комаров (ручной вылов, механическое уничтожение), хотя и эти простейшие способы в известных условиях могут иметь значение. Основную роль должны сыграть химические средства — наиболее эффективные инсектициды, какими являются, в первую очередь, препарат ДДТ (дихлор-дифенил-трихлор-этан) и пиретрум.

Наибольшего внимания заслуживают такие методы применения указанных препаратов, которые требуют для обработки помещений простых процедур, небольшой затраты рабочей силы и времени, а также обеспечивают экономное расходование инсектицидных препаратов. Этим требованиям вполне удовлетворяют появившиеся за рубежом в 1942 г. фреоновые цилиндры («бомбы»), дающие возможность применять инсектициды в виде так называемых аэрозолей. Мы не приводим соответствующей литературы. Сошлемся только на итоговую статью Расселя, указывающего, что фреон-пиретрумовые «бомбы» представляют собой «без сомнения наиболее важное достижение в маляриологии за время второй мировой войны» (P. F. Russel, «Lessons in malariology from World War II», «Amer. Journ. Tropical Medicine», v. 26, No. 1, 1946).

Нами было произведено испытание фреоновых цилиндров двух типов, полученных из США. Каждый цилиндр представляет собой металлический резервуар длиной 25 см, диаметром 7 см, весом (без содержимого) около 1,55 кг. Содержимое резервуаров имеет следующий состав (согласно надписям на цилиндрах): № 1 («Инсектицид-аэрозоль»): ДДТ — 3%, экстракт пиретрум — 2%, циклогексан — 5%, фреон-12 — 85%, гидро-

Помещения / № цилиндра / Дозировка (в сек. на 100 м³) / Подопытные членистоногие	Боксы							Комнаты	
№ цилиндра	1	1	2	1	2	1	2	2	1
Дозировка (в сек. на 100 м³)	10	30	30	40	40	200	200	15	20
Комары: Aëdes spp.**, выпущены свободно	30 — 0	30—2*	30—0*	30—2	30—0	—	—	—	—
Комары: Anopheles maculipennis в садках	5 — 0	5—0	5—0	5—0	5—0	5—0	5—0	5—0	5—0
Комары: Aëdes spp. в садках	5 — 0	10—1*	10—0	10—0	10—0	5—1*	5—0	5—0	5—1*
Личинки Anopheles maculipennis	—	5—0	5—0	5—0	5—0	—	—	12—0	12—0
Куколки Anopheles maculipennis	—	5—3	5—2	5—3*	5—2*	—	—	—	—
Мухи (Musca domestica)	—	10—2*	10—1*	10—0	10—2	—	—	6—0	6—0
Клопы (Cimex lectularius)	10 — 8	—	—	—	—	10—7	10—5	10—6	10—7
Прусаки (Blatta germanica)	—	8—7	8—7	8—7	8—8	12—9	12—9	—	—
Клещи рода Ornithodorus: O. papillipes сытые	—	—	—	10—10	10—10	10—10	10—10	—	—
Клещи рода Ornithodorus: O. papillipes голодные	—	—	—	10—6	10—8	10—8	10—7	—	—
Клещи рода Ornithodorus: O. lahorensis голодные	—	—	—	10—9	10—5	10—8	10—7	—	—

* Погибли через 48 часов после обработки.
** Aëdes punctor, A. maculatus и A. cinereus.

карбонойль — 5%; № 2 («Аэрозоль-инсектицид»): ДДТ — 3%, экстракт пиретрум — 2%, ASP-202 —15%, фреон-12 — 80%.

Таким образом, действующим началом в цилиндрах обоих типов являются инсектициды ДДТ и пиретрум. Фреон-12 [1] является индифферентным веществом, роль которого заключается в создании внутри цилиндра высокого давления, которое поддерживается на определенном уровне до тех пор, пока в резервуаре остается хотя бы минимальное количество фреона.

При открывании крана (цилиндр № 2) или повороте головки винта (цилиндр № 1) из маленького отверстия в верхней части цилиндра выходит под давлением его содержимое в виде тумана, состоящего из мельчайших капелек. Таким образом, частицы инсектицида оказываются взвешенными в воздухе в состоянии высокой дисперсности (аэрозоль). При непрерывном действии «бомбы» ее содержимое освобождается в течение 12—14 минут. Вся процедура обработки помещения сводится к открыванию крана на тот или иной, измеряемый секундами, промежуток времени. Дозировка определяется продолжительностью действия цилиндра в пересчете на определенный объем помещения, например на 100 м³.

Нами поставлено несколько опытов для выяснения действия аэрозолей на различных вредных насекомых. Часть опытов проводилась в стеклянных боксах объемом 5 и 10 м³, часть — в обычных комнатах объемом 85 и 265 м³. Подопытные насекомые — комары, мухи и прусаки — находились в тюлевых или марлевых садках; клопы, клещи, личинки и куколки комаров — в открытых сосудах. Кроме того, в боксах часть комаров выпускалась свободно; сквозь стекло можно было наблюдать за их поведением. Продолжительность экспозиции составляла 40 минут, после чего боксы (комнаты) открывались. Температура в обрабатываемых помещениях была 21—22°.

Опыты производились между 22 июня и 5 июля 1946 г. Первый опыт был произведен под наблюдением акад. Е. Н. Павловского; им были предоставлены для экспериментов клещи Ornithodorus. В постановке опытов также принимал участие проф. П. П. Перфильев.

Результаты опытов указаны в таблице. Цифры обозначают количество членистоногих, взятых для опыта (первая цифра в каждой клетке), и количество живых насекомых или клещей через 24 часа после обработки помещения (вторая цифра).

Результаты опытов дают возможность сделать следующие заключения.

1. Эффективность ДДТ пиретрумовых аэрозолей в отношении различных испытанных членистоногих весьма неодинакова. По степени чувствительности они могут быть расположены в следующем порядке: личинки анофелес, окрыленные комары, мухи, куколки комаров, клопы, голодные Ornithodorus, прусаки, сытые Ornithodorus.

2. Даже минимальные из испробованных концентраций (10—15 сек. на 100 м³) вполне достаточны для уничтожения комаров и мух. Эти концентрации на практике, вероятно, могут быть уменьшены, по крайней мере для уничтожения комаров.

3. С другой стороны, даже наиболее высокие из испробованных концентраций оказались не эффективными по отношению к клопам, прусакам и клещам Ornithodorus.

4. Действие инсектицида быстрое. Комары падают через 5—10 минут; у них начинаются судороги, столь резкие, что нередко отваливаются ноги, на границе между вертлугами и бедрами. Это любопытное явление (отмечавшееся в литературе, посвященной изучению ДДТ) наблюдалось

---

[1] Фреоны — группа химических соединений, являющихся производными простейших углеводородов, в которых некоторые атомы водорода замещены фтором и хлором. Так, фреон-12 — производное метана; его формула CF_2Cl_2 (дифтор-дихлорметан).

у большинства подопытных комаров; у некоторых оказались отпавшими все ноги.

5. Цилиндры № 1 и № 2 при равных дозировках оказались в общем одинаково эффективными.

Надо добавить, что в применявшихся концентрациях (10—20 сек. на 100 м³) аэрозоль, повидимому, безвреден для людей. По крайней мере сразу после обработки в комнатах производились обычные занятия, причем находившиеся там люди не испытывали каких-либо неприятных ощущений.

Выявившаяся во время экспериментов значительная чувствительность личинок анофелес дала основание поставить в полевых условиях опыт уничтожения личинок малярийного комара. 9 июля 1946 г. был обработан водоем с большим количеством личинок Anopheles maculipennis; площадь водоема — около 200 м², длина береговой линии — около 50 м. Обработка состояла в том, что экспериментатор с «пущенным в ход» цилиндром (№ 1) обошел вокруг водоема, причем цилиндр был повернут так, что струя аэрозоля выходила по направлению к воде. Обработка продолжалась 100 сек.; что составляет около 50 сек. на 100 м², или 200 сек. на 100 м береговой линии. Результаты таковы. Количество личинок (по стадиям) и куколок на 20 проб: непосредственно перед обработкой 32 + 61 + 70 + 41 + 6 = 210; через 1 час после обработки (живых) 0 + 0 + 1 + 5 + 3 = 9; через 48 часов после обработки (живых) 2 + 0 + 0 + 1 + 2 = 5.

Найденные через 48 часов личинки первой стадии были самого младшего возраста, т. е. вышли из яиц уже после обработки водоема. Единственная обнаруженная личинка четвертой стадии погибла в течение первых суток после того, как была доставлена в лабораторию. Из куколок же вышли комары. Таким образом, практически были уничтожены все личинки. Можно сделать предварительное заключение, что, по крайней мере при определенных условиях (небольшой водоем, удобный подход к берегу), в данной дозировке ДДТ-пиретрумовый аэрозоль весьма эффективен в смысле уничтожения личинок (но не куколок) Anopheles maculipennis..

Выводы

Так называемые ДДТ-пиретрумовые аэрозоли, применяемые в смеси с фреоном, находящейся под давлением в металлических цилиндрах, являются очень удобным и высокоэффективным средством для уничтожения окрыленных комаров, а также мух (в закрытых помещениях). Простота применения, возможность обработки домов без нарушения обычного распорядка жизни и работы их обитателей — дают возможность применять данный метод в широких масштабах. Предпосылкой является, конечно, массовое изготовление фреоновых цилиндров фабричным способом. С разрешением этой задачи мы получим в свое распоряжение мощное средство борьбы с малярийными комарами и другими двукрылыми насекомыми, имеющими медицинское значение. В этом направлении уже предприняты шаги. Наше второе сообщение мы посвятим испытанию ДДТ-пиретрумовых фреоновых цилиндров отечественного производства.

РЕЦЕНЗИИ

Ш. Д. Мошковский. Функциональная паразитология. Журнал «Медицинская паразитология и паразитарные болезни», том XV, 1946, Медгиз, Москва — 1) вып. 4, стр. 26—36; 2) вып. 5, стр. 28—42; 3) вып. 6, стр. 3—19.

Автор ставит своей задачей с новых позиций подойти к решению некоторых дискуссионных в настоящее время общих вопросов паразитологии и делает попытку обосновать необходимость создания особого раздела паразитологии — функциональной паразитологии. Вся работа, опубликованная в трех очерках, подразделяется на пять разделов, озаглавленных: 1. Паразитизм и симбиоз; 2. Взаимоотношения между хозяином и паразитом; 3. Содержание функциональной паразитологии; 4. Функциональная паразитология и эпидемиология; 4. Малярийная инфекция как модель для изучения функциональной паразитологии.

В основу всех построений автором положен принцип ведущей роли «экофизиологических отношений» системы хозяин — паразит. Предлагаемая новая дисциплина — функциональная паразитология, как справедливо замечает сам автор, близко подходит к учению о взаимоотношениях хозяина и паразита, выдвинутому Хегнером (Hegner, 1926—38), обозначавшим это направление как «the biology of host-parasite relations». Как известно, Хегнер включает в круг вопросов этого учения всю естественную историю данного паразита (в частности, все этапы развития паразита вне организма дефинитивного хозяина и стадии, проделываемые им в организме других хозяев) и всю совокупность взаимоотношений между хозяином и паразитом при их совместном существовании.

Мошковский, основываясь на существовании «принципиальных различий между обоими типами отношений» хозяина и паразита, предлагает разделить для изучения эти отношения на «непосредственные экофизиологические отношения» двух организмов, в случае, когда «оба организма неразрывно взаимодействуют между собой», и на отношения этих же организмов, обозначаемые как «собственно биоценотические связи» (очерк 2, стр. 34). Изучение только этих непосредственных отношений хозяина и паразита составляет содержание функциональной паразитологии.

В качестве исходных положений автор первую главу работы посвящает разбору вопросов о содержании паразитологии, определению понятий «паразит» и понятий «паразитизм» и «симбиоз». Учитывая наличие в литературе существенных расхождений в понятии перечисленных категорий, автор предлагает в определение сущности понятий «паразитизм» и «симбиоз» ввести еще одну категорию и квалифицировать эти отношения с точки зрения отношений того или иного организма с внешней средой. Принципиальные различия этих двух категорий автор видит в том, что если свободноживущие «организмы входят в непосредственные отношения с внешней средой на всех стадиях своего существования», то «паразитические организмы на значительном отрезке своего жизненного цикла... не имеют непосредственных отношений с внешней средой. Отношения паразита со средой биотопа опосредуются через организм хозяина» (очерк 1, стр. 29). Здесь же автор в подстрочном примечании оговаривается, что он оставляет в стороне разбор «паразитического образа жизни» плода в организме матери в период внутриутробного развития и ограничивает применение термина «паразитизм» только случаями, где хозяин и паразит относятся к разным видам. В этом отношении автор, будучи заинтригован открытым Ландштейнером антигеном *Rh* в организме беременных обезьян и людей (против чужеродного белка, полученного от отца), вновь возрождает неверные взгляды Лейкарта.

На воззрениях автора о характере взаимоотношений свободных и паразитических организмов с внешней средой придется остановиться несколько подробнее. Предварительно замечу, что автором понятие биотоп паразита трактуется не в смысле установившегося в настоящее время в паразитологии понятия биотопа как организма хозяина (Павловский, 1939—46) или «среды второго порядка» (Догель, 1941), а в чисто экологическом смысле слова — внешняя среда как таковая. Павловский (1939—46) и Догель (1941) совершенно правы, когда отмечают наличие у паразитических организмов исторически обусловленных двух сред обитания: внешней, в обычном понимании этого понятия, и особой второй внешней для паразита среды — другого живого организма. В жизнедеятельности паразита во многих чертах проявляется приспособление одновременно к обеим этим средам обитания — морфологические и физиологические адаптации. Исходя из этого, мы не можем согласиться с автором и признать удач-

ным предлагаемое им определение сущности паразитизма (очерк 1, стр. 30) и симбиоза (очерк 1, стр. 31). Автор определяет паразитизм как «тип существования организма, при котором регуляция его взаимодействия с внешней средой (условиями данного биотопа), включая и установление пищевых связей, осуществляется организмом другого вида, являющимся хозяином по отношению к паразиту». Далее, на стр. 33 первого очерка автор говорит, что паразит «практически полностью изолирован от среды данного биотопа... все адаптации паразита соответствуют особенностям организма хозяина и эволюционируют вместе с ним».

С этими доводами автора никак нельзя согласиться, ибо подобное одностороннее и в ряде случаев абсолютно неверное решение вопроса о роли внешней среды (в общеупотребительном смысле слова) неизбежно приводит ко многим ошибкам Поясняя свою мысль, автор в подстрочном примечании на стр. 33 первого очерка говорит, что «в случае когда организм хозяина в процессе эволюции претерпевает изменения, не влияющие на условия существования паразита..., последний сохраняется в неизменном виде»; в качестве конкретного примера автор приводит «пухоедов птиц, сохраняющихся неизменными, несмотря на дивергентную эволюцию хозяина, приведшую к появлению разновидностей и далее самостоятельных видов, а также... вшей тюленей, сохранившихся в неизменном виде и после перехода хозяина к водному образу жизни» (очерк 1, стр. 33. Подчеркнуто мной.— *В. Д.*). От неверной оценки взаимоотношений любого организма с внешней средой автор скатывается на метафизические позиции — признания возможной неизменяемости видов паразитов. Морфологическое подобие пухоедов страусовых птиц, о котором упоминает автор, не говорит о видовой, физиологической их тождественности, тем более, что у них имеются и некоторые морфологические различия. Далее, вши тюленей, как показали исследования Асса (1934—39), являются крайне специализированными паразитами. У них наблюдаются сильные видоизменения дыхалец, органов прикрепления, изменяются покровы тела и т. п. В настоящее время накопилось огромное количество примеров зависимости паразитов, как эндо-, так и, в особенности, эктопаразитов, от изменений внешней среды. Кроме того, разве не является формой связи с внешней средой тот же «паразитический тип питания» сугубого эндопаразита, о котором так часто упоминает автор. В «Курсе общей паразитологии» В. А. Догеля, данные которого широко использованы автором, имеется достаточное количество примеров по зависимости паразитофауны от пищи хозяина, изменений ее под влиянием перемен метеорологических условий и т. п. Марковым (1940) в специальной статье разобраны материалы, полученные в отношении зависимости жизнедеятельности паразитов от изменений диеты хозяина.

Кроме того, если бы автор не ограничил круг вопросов, подлежащих решению функциональной паразитологии, только рамками «непосредственного взаимодействия» двух организмов, то он мог бы убедиться, что в цикле большинства паразитических организмов имеется стадия свободной жизни, которая сопровождается выработкой специальных приспособлений морфологического и физиологического порядков.

Из этого следует, что предлагаемая автором классификация форм взаимоотношений двух или нескольких организмов, основанная только на отношениях этих организмов к внешней среде, оказывается несостоятельной и глубоко ошибочной. Не случайно поэтому при всех своих построениях автор упорно обходит анализ отношений хозяина с наружными паразитами. Последние вообще не включаются в круг вопросов, разбираемых функциональной паразитологией. Также в компетенцию функциональной паразитологии почему-то не входят у него непосредственные взаимоотношения паразита и промежуточного хозяина или переносчика. В этих случаях автор мог бы легко убедиться в значительном влиянии факторов внешней среды на паразита, находящегося внутри хозяина, о чем пишет сам автор в статье, помещенной вслед за третьим очерком «Функциональной паразитологии» (Мошковский, 1946). Однако в конце работы автор неизбежно приходит к выводу, что «сами экофизиологические отношения паразита и хозяина формируются под давлением собственно биоценотических связей» (очерк 3, стр. 8). Отсюда проистекают многие дальнейшие ошибки автора.

Разбирая значение принципа вреда или пользы для характеристики взаимоотношений двух организмов, автор приходит к выводу, что «из двух пар понятий польза — вред... первичным является не вред, а польза» (очерк 1, стр. 33). Нецелесообразность непосредственного включения категорий вреда и пользы в классификацию типов сожительств организмов автор видит в том, что паразит также в ряде случаев испытывает вредное влияние со стороны хозяина, однако первенствующая роль пользы для паразита в его вреде хозяину акцентируется автором неоднократно.

В этой части рецензируемой работы следует отметить интересный и новый подход автора к оценке взаимодействия паразита и хозяина. Однако вряд ли можно согласиться с утверждением, что «способность паразита наносить вред хозяину» должна рассматриваться как «приспособительное свойство паразита, связанное с поддержанием вида» и что это приспособительное свойство «полезно» для самого паразита. В этой связи стоит вспомнить об обизвествляемых капсулах личинок трихин, об обизвествлении финнок многих ленточных червей, об обрастании соединительной тканью и гибели многих тканевых паразитов и т. п., чтобы ограничить утверждение автора.

При анализе непосредственных взаимоотношений паразита и хозяина Мошковский, хотя и указывает, что эти отношения представляют значительную аналогию с экологией (очерк 2, стр. 28), но с точки зрения паразитических организмов эти связи «являются чисто физиологическими». Этим определяется и все содержание предлагаемой дисциплины — функциональной паразитологии. Соответственно сказанному, автор ограничивает круг вопросов, подлежащих решению этой дисциплиной, начиная от встречи паразита с хозяином и заканчивая моментом выхода паразита из хозяина.

Мысль автора подойти несколько более детально к разрешению проблем взаимодействия паразита и хозяина, дать именно с физиологической стороны оценку всем происходящим процессам представляет большой интерес и заслуживает внимания. Однако она не является новой и не может являться предметом самостоятельной дисциплины, так как в значительной мере заимствована из работ Хегнера, Догеля и Павловского; она лишь преподнесена в более концентрированном виде. Автору хорошо известны многочисленные работы русских и иностранных ученых, частично цитируемых в разбираемой работе, которые положили много труда на разрешение вопросов физиологических адаптаций паразита к организму хозяина, а также оценки влияния различных физиологических и биохимических процессов, возникающих в организме хозяина как ответная реакция на присутствие того или иного паразита. Таким образом, так называемые «экофизиологические отношения» интересующих нас двух организмов никогда не были чужды паразитологии. Поэтому указания автора на необходимость углубления подобных исследований заслуживают всяческого поощрения.

К сожалению, Мошковский, по непонятным причинам, ограничил свою «функциональную паразитологию» только небольшой частью жизненного цикла паразита, совершенно отбросив, пожалуй наиболее интересную с физиологической точки зрения, часть цикла, когда адаптированный к эндопаразитическому образу жизни организм вынужден развиваться в совершенно не свойственной ему на данном этапе эволюции внешней среде. В этом заключается первая методическая и принципиальная ошибка автора. Далее, непонятно, почему в компетенцию функциональной паразитологии, если уже признавать право таковой на существование, не входят «экофизиологические отношения» различных стадий паразитов с организмами промежуточных хозяев? Почему эта «дисциплина» не разбирает вопросов физиологических адаптаций многочисленных эктопаразитов, хотя бы таких, как вши, являющихся физиологически и морфологически специализированными к определенному хозяину и не могущих существовать в иных средах обитания? Далее, почему выпали из поля зрения вопросы «экофизиологических отношений» хозяина и факультативных кровососов (комар, блоха, клещ и др.)? Автор в третьем очерке в качестве «модели для изучения функциональной паразитологии» разбирает малярийную инфекцию, приводит очень интересные литературные данные, вскрывающие сложные процессы взаимоприспособления паразита и хозяина, разбирает между прочим и адаптации паразитов (выход в определенное время суток в периферическую кровь и др.), направленные к осуществлению встречи определенных стадий паразита с его переносчиком, но напрасно мы станем искать анализ «экофизиологических отношений» кровососущего переносчика с дефинитивным хозяином, без которых не может существовать и сам паразит; оказывается, эти важнейшие в понимании всей эпидемиологии малярии отношения не входят в компетенцию функциональной паразитологии.

Сделаем большую уступку и предположим, что какие-либо стадии эндопаразитов, выходя из хозяина, действительно существуют независимо от него, что переносчики того же малярийного плазмодия и других кровепаразитов также существуют независимо от основного хозяина; но как тогда быть с приводимым автором примером с чесоточным зуднем (очерк 2, стр. 36—37, рис. 1)? По автору, оказывается, что пока чесоточный клещ живет в коже он подлежит изучению с позиций функциональной паразитологии, но как только он выходит на кожу для отправления важнейшей жизненной функции — оплодотворения, этот паразит, хотя и остается на хозяине и продолжает взаимодействовать с ним, не подлежит изучению и выпадает из поля зрения функциональной паразитологии.

Все это вместе взятое указывает на поверхностный анализ всех имеющихся в арсенале паразитологии фактов. Поэтому функциональную паразитологию никак нельзя рассматривать как самостоятельную дисциплину с какой-то «специальной методикой», ибо это есть довольно искусственно выбранный фрагмент, ограниченный сравнительно небольшой группой паразитических объектов, к тому же разбирающихся только в определенный период их жизни. Догель и Павловский неоднократно показывали, что паразитология есть дисциплина в значительной мере комплексная и экологическая, отличие ее методов от обычных методов экологии определяется спецификой среды обитания паразитов. Эта методика и включает элементы физиологического исследования. Поэтому нет оснований для выделения из этой комплексной науки о паразитах, в том объеме, как она трактуется руководителями основных паразитологических школ в нашей стране, какой-то незначительной части. Нельзя упускать из виду и того положения, что значение всех паразитологических исследований, наряду с раскрытием общих вопросов биологии, должно рассматривать с чисто практической стороны — с точки зрения выработки наиболее эффективных способов и мер борьбы

с тем или иным паразитом на основании глубокого познания всех сторон его жизни. В этом отношении ограниченность круга вопросов, подведомственных «функциональной паразитологии», трудно совместима с эпидемиологической и эпизоотологической оценками того или иного паразита, а тем более с реализацией мероприятий по профилактике и борьбе с ними. Доводы автора, приводимые в этом отношении в третьем очерке работы, не выдерживают критики. Попытки автора аргументировать эту связь на примере малярийной инфекции в разборе специфики географических разновидностей малярийного паразита неизбежно приводят к необходимости исследовать комара, который, однако, не входит как объект в изучение функциональной паразитологии, но без которого сам автор не может обосновать своих эпидемиологических выводов.

В заключение необходимо обратить внимание автора на тяжелый стиль, которым написана вся работа, а также на неумеренное употребление иностранной терминологии. Введение большого количества новых терминов не всегда оправдывается необходимостью, и зачастую предложенные новые термины не отражают действительной сущности явления (например, «воспалительная готовность хозяина», «флогогенность», вся несколько видоизмененная заимствованная терминология на стр. 38—39 и пр.). Вряд ли целесообразно давать новое толкование ранее установленному для другого явления термину; например, термин «эпизит», предложенный Лотка (1925) для обозначения хищника, в отличие от паразита, автор применяет на стр. 32 в первом очерке для обозначения наружного паразита того или иного животного. Наконец, нельзя также согласиться с автором в объяснении терминов «инвазия» и «инфекция», заимствованном им у Мартини (1941) (очерк 2, стр. 37). Если можно говорить об инфекции в случае бактерий, простейших, спирохет и прочих организмов, когда они размножаются в организме хозяина, то по существу неверно, если мы будем говорить об инфекции чесоточных клещей, как предлагает автор; ибо тогда мы должны будем говорить об инфекции вшей, инфекции карликового цепня, а в случае с печеночной двуусткой — об инвазии ее у окончательного хозяина и об инфекции ее в личиночной стадии, паразитирующей в моллюсках, или об инвазии взрослого эхинококка в кишечнике собаки и инфекции его личинки в организме других хозяев.

В цитируемой автором литературе работы русских ученых, к сожалению, занимают очень скромное место.

Резюмируя все изложенное, мы должны признать, что положительная роль рецензируемой работы заключается в показе необходимости более углубленного изучения взаимодействия паразита и хозяина для познания многих не вскрытых еще сторон сложной взаимообусловленной жизни двух организмов. Это изучение, однако, не составляет предмет специальной дисциплины, оторванной от других вопросов паразитологии, а является органически с ней связанным, составляя одну из ее глав.

В. Дубинин

ЗООЛОГИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА СССР[1]

(преимущественно за 1941 год)

Собрана В. Г. Симоновской при участии Р. П. Гаухман, под редакцией проф. В. В. Алпатова

XVI. Амфибии и рептилии

Алексеенко Б. А. Гистогенез поперечно-полосатой мышечной ткани у амфибий. Наблюдения над гистогенезом у аксолотля. Арх. анат., гистол. и эмбриол., XXIII, 3: 231—257, 1940 1047

Анохин П. и Каплан М. Физиологические свойства сформировавшихся конечностей аксолотля, трансплантированных в область жаберной иннервации. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 12—15, 1941 1048

Анохин П. и Милягин Я. Гомологическая функция трансплантированной конечности на ранних стадиях эмбриогенеза амблистомы. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 3—7, 1941 1049

Артемов Н. М. О содержании холинастеразы и ацетилхолина в развивающейся икре земноводных. Изв. АН СССР, серия биол., 2: 272—277, 1941 1050

Асфатян С. Н. Фармакологические свойства яда степной гадюки Vipera ursini renardi Tr. Военно-мед. акад. Кр. Армии им. Кирова, XXV: 404—416, 1941 1051

Белкин Р. И. Влияние метаморфоза аксолотлей, проведенного в разные сроки иммунизации к Bacillus septicaemiae ranarum. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 6: 638—641, 1941 1052

Белкин Р. И. и Фриде К. А. Изменение имунного состояния организма при метаморфозе. Влияние метаморфоза на состояние приобретенного иммунитета у аксолотлей. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 8: 765—767, 1941 1053

Борисова Е. И. и Русинова В. С. О влиянии хлористого калия на pacemaker сердца лягушки. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 56—59, 1941 1054

Брошберг Э. Д. Гистогенез дентина у аксолотля. Проблемы стоматологии, 2: 3—9, 1940 . . 1055

Брунст В. В. О процессе редукции рентгенизированных конечностей аксолотля (Siredon pisciformis). Бюлл. эксп. биол. и мед., 5: 401—403, 1941 1056

Брунст В. В. О влиянии рентгеновских лучей на развитие части тела аксолотля (Siredon pisciformis), Бюлл. эксп. биол. и мед., 5: 398—400, 1941 . . . 1057

Воронцова М. А. и Лиознер Л. Д. К вопросу о механизме прободения оперкулярной мембраны в процессе метаморфоза у Anura. ДАН СССР, нов. серия, XXVI, 8: 837—840, 1940 . 1058

Гинзбург А. С. Пересадка эктодермы слуховой области у аксолотля. ДАН, СССР, нов. серия, XXX, 6: 544—547, 1941 . 1059

Детлаф Т. Относительное значение наружного и внутреннего слоев нервной пластинки в образовании нервной трубки у бесхвостовых амфибий. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 2: 180—183, 1941 1060

Дзидзишвили Н. Н. и Яуре Г. Г. О биотоках возбуждения при ритмических сокращениях скелетных мышц лягушки. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 3: 214—216, 1941 1061

Елисуйский М. Яд гюрзы и получение противоядной сыворотки (тезисы докл.) Выездная сессия ВИЭМ в Баку. Совместно с Азерб. мед. о-вом 26—29 IV 1941 1062

Ефимов М. И. Возможности восстановления регенерационной территории передней конечности аксолотля после ее удаления. ДАН СССР, нов. серия, XXXII, 8: 588—590, 1941 1063

Жуков И. Г. К систематике, распространению и биологии Lacerta praticola Eversman (Reptilia sauria). Тр. Краснодарск. гос. пед. ин-та, VIII: 326—335, 1941 1064

---

[1] Продолжение. Предыдущие выпуски библиографии за 1941 г. см. Зоологический журнал, т. XXVI, вып. 1 и вып. 2.

Ирихимович А. И. Видовые различия порогов чувствительности тканей амфибий к тиреоидному гормону. Бюлл. эксп. биол. и мед., X, 6: 429—432, 1940 . . 1065

Ирихимович А. И. Гистологические изменения гипофиза во время личиночного развития Rana temporaria. ДАН СССР. нов. серия, XXX, 6: 551—553, 1941 . 1066

Колесников Н. М. Гистологическое строение ядовитых желез Vipera lebetina. Тр. Азерб. ин-та эпидемиол. и микробиол., VI, 2: 73—76, 1940 1067

Колосс Е. О превращениях эпителия желудка лягушки при репаративной регенерации. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 7: 711—713, 1941 1068

Красавцев Б. А. Герпетологические наблюдения в Предкавказье. Тр. Ворошиловск. гос. пед. ин-та, III, 2: 25—38, 1941 . . 1069

Красавцев Б. А. О нападении озерной лягушки на мелких позвоночных. Природа, 1: 113—114, 1941 1070

Лавренко В. В. Об изменениях периферических нервных волокон лягушки после перерезки. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 6: 528—529, 1941 1071

Ланге Н. О. Взаимоотношение между редукцией конечностей и развитием брюшной мускулатуры рептилий. В кн.: Памяти акад. А. Н. Северцова, II, 1: 349—374, 1940 1072

Лиознер Л. Д. Исследование свойств регенерационной почки хвоста амфибий. Арх. анат., гистол. и эмбриол., XXIII, 3: 258—278, 1940 1073

Лиознер Л. Д. Регенерация рентгенезированных конечностей аксолотлей после пересадки хвостовых мышц. Бюлл. эксп. биол. и мед., 9—10: 190—192, 1941 . 1074

Лиознер Л. Д. и Воронцова М. А. О специфических возрастных свойствах кожи в процессе метаморфоза у Anura. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 32—34, 1941 1075

Лопашов Г. В. Формообразовательные поля мезодермы у зародышей амфибий. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 8: 761—764, 1941 1076

Мануйлова Н. А. Исследование линзообразовательных свойств изолированного эпителия головастиков. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 3: 258—278, 1940 . . 1077

Медникян Г. А. Фармакологические свойства яда Ancistrodon halys caraganus (Eichwald). Тр. Военно-мед. акад. Кр. Армии им. Кирова, XXV: 417—428, 1941 1078

Милягин Я. Поведение конечности аксолотля, трансплантированной в орбиту на место удаленного глаза. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 19—22, 1941 1079

Милягин Я. Физиологическая характеристика поведения конечностей аксолотля, трансплантированных в различные районы черепномозговой иннервации. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 8—11, 1941 1080

Мушегян Г. П. Влияние минеральной воды источника Арзни № 15 на деятельность сердца черепахи. Сообщ. II. Научн. тр. Ереванск. гос. ун-та, XVI: 275—279, 1941 1081

Найденова Г. А. и Талызин Ф. Ф. Изучение на эмбрионе цыпленка геморрагических свойств яда восточного щитомордика. Тр. Военно-мед. акад. Кр. Армии им. Кирова, XXV: 399—403, 1941 1082

Насонов Н. В. Добавочные образования, развивающиеся при вложении хряща под кожу взрослых хвостатых амфибий. ДАН СССР, 92 стр., 1941 . . . 1083

Озоль М. К. Материалы к биологии степной гадюки. Тр. Ворошиловск. гос. пед. ин-та, III, 2: 69—76, 1941 1084

Певзнер В. И. Влияние реакции на одностороннюю проницаемость кожи лягушки. Бюлл. эксп. биол. и мед., 4: 331—333, 1941 1085

Передельский А. А. Кормовые заменители для аксолотлей. Лабор. практика, 5: 26—27, 1941 . 1086

Полежаев Л. В. Сравнение способов регенерации конечностей у бесхвостых и хвостатых амфибий. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 4: 365—367, 1941 . . . 1087

Полежаев Л. К. и Гинцбург Г. П. О факторах, вызывающих утрату регенерационной способности в тканях конечностей у бесхвостых амфибий. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 6: 548—550, 1941 1088

Полежаев Л. В. и Морозов И. И. Новый метод продления регенерационной способности конечностей у бесхвостых амфибий. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 7: 670—672, 1941 . 1089

Попов Н. А. К вопросу о действии высокочастотного поля на изолированное сердце лягушки. Бюлл. эксп. биол. и мед., X: 6: 446—449, 1940 1090

Сергеев А. М. Материалы по биологии размножения степной черепахи (Testudo horsfieldi Gray). Зоол. журн., 1: 118—134, 1941 1091

Сергеев А. М. О происхождении живородных рептилий. По данным зоогеографии. Моск. о-во испытат. природы, 36 стр., 1940 . 1092

Силиванчик К. Е. Соотношение центральных и периферических факторов в локомоторной функции аксолотля. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 23—26, 1941 1093

Субботин М. Я. К вопросу о так называемых «истинных стоматах» в мезотелии полости тела у амфибий. В кн.: Сб. Научн. студ. о-ва 3-го Моск. мед. ин-та, 3: 3—9, 1940 1094

Терентьев И. Б. К вопросу о роли ганглионарной пластинки в развитии спинного плавника хвостатых амфибий. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 1: 84—86, 1941 1095

Терентьев П. В. и Чернов С. А. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. Учпедгиз, Ленингр. отд., 184 стр., 1940 . . 1096

Уманский Э. Исследование регенерационных потенций кожи конечности аксолотля на ампутационной поверхности хвоста. Бюлл. эксп. биол. и мед., 5: 395—397, 1941 1097

Федоров Д. М. О морфогенетическом действии канцерогенных углеводородов у аксолотлей. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 1: 81—83, 1941 1098

Финкельштейн Е. А. Биологическая природа первичного «организатора» — амфибий. Усп. совр. биол., XIV, 2: 295—317, 1941 1099

Финкельштейн Е. А. и Коварская Р. А. Влияние динитрофенола 1—2—4 на регенерацию конечностей аксолотлей при сбалансированном кормлении. Бюлл. эксп. биол. и мед., X, 6: 406—410, 1940 1100

Хозацкий Л. И. Кожное дыхание у пресмыкающихся. Усп. совр. биол., XIV, 1: 136—139, 1941 1101

Чантуришвили П. С. Некоторые материалы к биологии и морфологии Кавказской крестовки (на груз. яз., с рус. и нем. резюме). Тр. биол. станций Наркомпроса Груз. ССР, 1: 137—145, 1940 1102

Чантуришвили П. С. Проявление морфогенетических способностей глазной чаши Pelodytes caucasius на расстоянии. Бюлл. эксп. биол. и мед., 4: 382—383, 1941 1103

Шевченко Н. Н. Взаимодействие опухолевого и регенерационного процессов у аксолотля. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 5: 507—509, 1941 1104

Шибанов Н. В. К вопросу о возрастной изменчивости и географических расах ушастой круглоголовки Phrynocephalus mystaceus Pall. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 203—210, 1940 1105

Шумейко А. И. Влияние выделений кожных желез жаб (Bufo viridis Laur.) на кожу и слизистые оболочки человека и млекопитающих. Тр. Самаркандск. мед. ин-та, IV: 50—56, 1939 . . 1106

Эквтимишвили З. С. Амфибии Боржомо-Бакурианского района (Груз. ССР). Тр. биол. станций Наркомпроса Груз. ССР, I: 110—112, 1940 1107

XVII. Птицы

Аверин В. Г. Грачей и скворцов против свекловичного вредителя. Газ. «Красное знамя», 23 III, № 68, 1941 1108

Аверин В. Г. Как привлечь скворцов и грачей на свекловичные поля. Харьковская бригада СНК УССР по борьбе с свекловичным долгоносиком, Харьков, С.-х. ин-т, 4 стр., 1941 1109

Аверин В. Г. О мероприятиях по обогащению свекловичных полей полезной дикой птицей. В кн.: Юбил. научн. сессия Харьк. с.-х. ин-та, стр. 267—289, 1941 1110

Аверин В. Г. Про користь шпаків та граків. Юн. Ленінець, 4 III 1941 1111

Акимов М. П. Колония черного грифа Aegypius monachus L. в Крымском государственном заповеднике. Тр. Крымск. гос. заповедн., 2: 217—227, 1940 . . 1112

Архаров И. В. и Горшков В. А. Сережка березы (Betula verrucosa Ehrh.) как осенне-зимний корм рябчика и тетерева. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 182—185, 1941 . . . 1113

Ахметели М. К. К изучению подражания у голубей. Тр. Ин-та физиол. им. Бериташвили, 4: 345—365, 1941 1114

Бакутин М. Г. Материалы по орнитофауне Еравнинских озер. Тр. Бур.-Монг. гос. пед. ин-та, 1: 80—94, 1940 1115

Банников А. Г. К орнитофауне острова Врангеля. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 197—202, 1941 1116

Барабаш И. И. и Козловский П. Н. Материалы по авифауне Нижнего Поволжья. Уч. зап. Сарат. гос. пед. ин-та, 7: 162—179, 1941 1117

Беленький Н. Г. К вопросу о биологическом действии цитотоксинов на половую функцию (петухов). Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животновод., 1: 300—307, 1940 . 1118

Бельский Н. В. Сезонные изменения в активности эндокрин-

ного аппарата у нормальных и кастрированных птиц. К проблеме взаимодействия желез внутренней секреции. Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 43; впечатка: Тр. Н.-и. ин-та эксп. морфогенеза Моск. гос. ун-та, VII: 261—289, 1940 1119

Беритов И. и Ахметели М. Поведение голубей при преодолении препятствий. Тр. Ин-та физиол. им. Бериташвили, 4: 239—249, 1941 1120

Верещагин Н. К. Зимовки стрепета (Otis tetrax L.) и дрофы (Otis tarda L.) в Восточном Закавказье. Изв. Азерб. фил. АН СССР, 5: 57—65, 1940 1121

Воробьев К. А. Новые данные по распространению и биологии птиц южной Туркмении. ДАН СССР, нов. серия, XXXIII, 5: 381—384, 1941 1122

Воронцов Е. М. Происхождение и формирование орнитофауны полосы смешанных лесов Европейской части СССР. Изв. Всес. геогр. о-ва, 2: 190—200, 1941 1123

Вундер П. А., Помельцова З. З. и Вибе К. Г. Имеет ли место явление привыкания к тиреотропному гормону у птиц? ДАН СССР, нов. серия, XXX, 3: 265—266, 1941 1124

Бутурлин С. А. и Дементьев Г. П. Полный определитель птиц СССР. Коиз, М.—Л. Список птиц СССР. Общий очерк строения и жизни птиц, V: 384, 1941 1125

Гамбаров К. М. Каталог птиц Азербайджана. Отряд: Воробьиные — Passeriformes. Баку, АзФАН, 94 стр., 1941 1126

Гладков Н. А. Экологическая заметка по фауне птиц дельты Сыр-Дарьи, Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 141—144, 1941 1127

Даль С. К. Определитель птиц Зеравшанской долины. Воробьиные — Passeres. Тр. Узб. гос. ун-та, нов. серия, 21: 1—137, 1941 1128

Данилович А. П. Еще о горихвостке-чернушке в СССР. Изв. Всес. геогр. о-ва, 3: 477—478, 1941 1129

Данилович А. П. Заметки о птицах низовьев Днепра. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 463—467, 1941 1130

Данилович А. П. К орнитологии окрестностей г. Киева. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 460—462, 1941 1131

Данилович А. П. К распространению и биологии горихвостки-чернушки. Природа. 1: 80, 1941 . 1132

Дементьев Г. П. Заметка о беломошейнике у различных форм обыкновенного фазана Phasianus colchicus L. Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы, отд., биол., 5—6: 17—19, 1940 1133

Дементьев Г. П. К экологии соколов в Арктике. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 145—150, 1941 1134

Дементьев Г. П. Материалы к авифауне корякской земли. В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР, изд. Моск. о-вом испытателей природы, новая серия, отдел зоологич., 2 (XVII), 84 стр., 1940 1135

Дементьев Г. П. Материалы к орнитологической географии Восточной палеарктики. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 171—190, 1941 1136

Дементьев Г. П. и Птушенко Е. С. Расселение и географическое распространение дубровника Emberiza aureola Pallas. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 3—4, 115—122, 1940 1137

Дементьев Г. П. и Шимбирева И. П. Птицы и зима 1939/40 г. Зоол. журн., 2: 277—289, 1941 1138

Долгошев В. Весенний и осенний пролет гусей в СССР. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 321—325, 1941 1139

Долгушин И. К орнитофауне Даурской степи. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 367—373, 1941 . 1140

Евтюхов Н. Основные черты распределения птиц в пойме г. Москвы. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 334—348, 1941 1141

Ефремов П. Г. К орнитофауне Марийской АССР. Уч. зап. Марийск. гос. пед. ин-та, II (юбил.): 231—242, 1941 1142

Ефремов П. Г. Летние наблюдения над глухарем и его промысел в Кайском районе, Кировской области. Уч. зап. Марийск. гос. пед. ин-та, I, 1: 147—174, 1940 1143

Зурабашвили А. О некоторых особенностях эмбрионального развития концевого мозга птицы. Тр. Ин-та физиол. им. Бериташвили, 4: 165—195, 1941 . . . 1144

Ибрагимова З. И. Половые особенности анатомического строения костного внутреннего уха у птиц. Тр. Самаркандск. мед. ин-та, IV: 83—95, 1939 1145

Иваненко И. О. и Егоров Е. Ф. О гибели некоторых видов птиц на юге Украины. Природа, 10: 77—78, 1940 . . . 1146

Иваницкая А. Ф. О митототической активности клеток при культивировании сердца куриных эмбрионов различных возрастов.

ДАН СССР, нов. серия XXXI, 8: 816—817, 1941 1147
Исаков Ю. А. Экология зимовки водоплавающих птиц на южном Каспии. Тр. Всес. орнитол. заповедн. Гассан-Кули, 1: 160—317, 1940 1148
Кабытина П. А. Сравнительное изучение телосложения кур пород леггорн и родайланд в постэмбриональный период развития. Сб. тр. Н.-и. ин-та птицеводства, 303—321, 1941 1149
Калинин В. И. Экскреторная функция железистого желудка у птиц и влияние на нее болевых раздражений. Бюлл. экол. биол. и мед., 5: 468—469, 1941 . 1150
Калмыков К. В. Окраска пор скорлупы как метод изучения биологических свойств гусиного яйца. Сб. тр. Харьк. вет. ин-та, XIX, 2: 130—134, 1940 1151
Карабан В. Використати птахів у боротьбі з шкідниками. Журн. Буряківництво, 3, 1937 1152
Карабан В. Шпаки знищують довгоносика. Газ. Соц. Харківщина, 13 III 1941 1153
Кафтановский Ю. М. Зимовка птиц в заповеднике «Семь островов». Тр. гос. заповедн. «Семь островов», 1: 47—52, 1941 . . . 1154
Кафтановский Ю. М. Опыт сравнительной характеристики биологии размножения некоторых чистиковых. Тр. гос. заповедн. «Семь островов», 1: 53—73, 1941 1155
Кафтановский Г. и Модестов В. Птичьи базары госзаповедника «Семь островов». Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 374—385, 1941 1156
Киховский Л. Д. Возрастная структура маточного стада кур породы белый леггорн. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицеводства, М., 266—288, 1941 1157
Кихавский Л. Д. и Колянинский. Итоги работы Научно-исследовательского института птицеводства с 1931 по 1940 г., Загорск., Моск. обл. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 3—18, 1941 1158
Кирпичников П. А. и др. Учет птиц в сосновой роще близ Иошкар-Ола, Марийской АССР с 1 марта 1940 г. по 28 февраля 1941 г. Уч. зап. Марийского гос. пед. ин-та, II (юбил.): 243—250, 1941 1159
Киселев Ф. К освоению дикой утки галогаза на Сиваше. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 402—413, 1941 1160
Кнорре А. Г. Процесс возникновения энтодермы у птиц и его отношение к гаструляции. Усп. совр. биол., XIV, 2: 318—323, 1941 1161
Козлова Е. В. Общий обзор орнитофауны Центр. Азии. Изв. Всес. геогр. о-ва, 4—5: 679—689, 1940 1162
Козловский П. Н. К методу количественного учета птиц в Жигулевском заповеднике. Уч. зап. Сарат. гос. пед. ин-та, 7: 198—222, 1941 1163
Кротов А. Фауна окрестностей Москвы. Птицы Останкина. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 349—354, 1941 1164
Кудрявцев С. С. Потребность кур в кальции и фосфоре. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., 136—149, 1941 1165
Ларин С. А. Выращивание глухарей и тетеревов в искусственных условиях. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1; 166—181, 1941 1166
Ларионов В. Ф. Смена оперения и яйцекладка у птиц при постоянном световом режиме. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 4: 371—373, 1941 1167
Ларионов В. Ф. Сокращение периода линьки птиц путем резкого изменения длительности дня. ДАН СССР, нов. серия, XXXII, 3: 227—229, 1941 1168
Лебедев Л. А. Количество и морфология форменных элементов и некоторые физико-химические свойства крови здоровых кур. Тр. Омск. вет. ин-та, XII: 27—50, 1940 1169
Лемкуль Р. А. Сравнительные данные об азотистом обмене нормальных и бесполушарных голубей. Физиол. журн., СССР, 1: 109—115, 1941 1170
Мальцев В. Гнездование и биология дубровника (Emberiza aureola Pall.) в пойме р. Оки. Природа и соц. хоз-во, Сб. 8, 2: 435—454, 1941 1171
Мальцев В. В. О географических формах Emberiza citronella L. и взаимоотношениях форм E. citronella L. и E. leucocephala Gm. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 181—196, 1941 . . . 1172
Машталер Г. А. Экспериментальный сон у птиц при низких температурах. Бюлл. эксп. биол. и мед., 3; 205—207, 1941 1173
Мекленбурцев Р. Н. Новые данные по распространению и экологии зеравшанского фазана (Phasianus principalis zerafschanicus Tarn.). Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы, отд. биол., 5—6: 47—56, 1940 1174
Михайлов Е. Граки знищують шкідників. Газ. Колгоспник України, 3 IV, 1941 1175
Михеев А. Некоторые сведения о кречете в Тиманской тундре,

Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 455—457, 1941 1176
Михеев А. Осенняя охота на водоплавающих птиц. Физкультура и спорт в Кр. Армии, 1: 20—21, 1940 1177
Михель Н. М. Некоторые наблюдения над распространением птиц в северном Прикарабугазье. Изв. Всес. геогр. о-ва, 2: 275—280, 1941 1178
Мошков А. Промысел баклана. Сов. охотник, 5: 26—28, 1941 . . 1179
Назарьевский А. И. и Андреев А. И. Продуктивность и выживаемость кур в пунктах Крайнего Севера. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 321—328, 1941 1180
Новопашин В. Г. Влияние возраста и подкормки на половую активность гусаков. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 184—197, 1941 1181
Огородний Ю. М. Потребность гусят в витаминах A и D. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 179—184, 1941 1182
Олигер И. М. Паразитофауна рябчика (Tetrastes banasia volgensis But.) на севере Горьковской области. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, № 59, серия биол. наук, 13: 102—124, 1940 1183
Отрыганьев Г. К. Влияние влажности на развитие патологических процессов в яйце. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 241—246, 1941 1184
Паровщиков В. Весенний прилет и пролет птиц в Москве. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 326—333, 1941 1185
Паровщиков В. Систематический список птиц г. Архангельска и его окрестностей. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 355—356, 1941 1186
Панионжкевич Э. Э. Изменение эмбриональной смертности кур в разных географических широтах. ДАН СССР, нов. серия, XXXII, 8: 594—595, 1941 . . . 1187
Петров С. Г. Коррелятивные изменения скелета кур под влиянием отбора. Изв. АН СССР, сер. биол., 1: 58—66, 1941 . . . 1188
Плетнев А. В. и Потапова И. Т. О голоде, аппетите и насыщении [у птиц]. Сообщ. II. Бюлл. эксп. биол. и мед., 3: 211—214, 1941 1189
Победоносцев А. П. К вопросу об изменчивости веса у птиц в годичном жизненном цикле. Уч. зап. Сарат. гос. пед. ин-та, 7: 184—187, 1941 1190
Познанин Л. П. Адаптивная морфология дятлов. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 2: 174—176, 1941 1191
Познанин Л. П. К вопросу об эволюции дятлов. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 6, 177—179, 1941 1192
Поликарпова Е. Ф. Внешние факторы и половой цикл птиц. Журн. общей биол., 1: 39—70, 1941 1193
Перекопов А. Н. К биологии золотистой щурки в Предкавказье. Тр. Ворошиловск. гос. пед. ин-та, III, 2: 61—68, 1941 . 1194
Прицкер И. Я. Влияние условий эмбриогенеза на экстерьер и интерьер однодневных цыплят. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. Ленина, 4: 26—30, 1941 . . 1195
Прицкер И. Я. К вопросу о диагностировании пониженной выводоспособности яиц. Наличие жирового налета на скорлупе утиных яиц и выводоспособность последних. Тр. Башк. н.-и. вет. станции, III: 423—432, 1941 1196
Прицкер И. Я. Об отложении жира в скорлупе птичьих яиц. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 3: 258—260, 1941 1197
Прицкер И. Я. О некоторых модификациях птичьих эмбрионов. ДАН СССР, нов. серия, XXVI, 8: 833—836, 1940 1198
Промптов А. Н. Сезонные миграции птиц. АН СССР, Отд. биол. наук, 144 стр., 1941 1199
Промптов А. Н. Современное состояние изучения гнездового паразитизма птиц. Усп. совр. биол., 1, 14: 30—51, 1941 1200
Промптов А. Н. и Лукина С. В. О биологических взаимоотношениях кукушки и некоторых видов птиц, ее воспитателей. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 5—6: 82—96, 1940 . . . 1201
Птушенко Е. Зимовки охотопромысловых птиц в Восточном Закавказье. Сов. охотник, 1: 23—24, 1941 1202
Птушенко Е. С. К распространению некоторых дневных хищных птиц в Восточной Европе. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 151—152, 1941 1203
Розенбах Я. Я. Влияние различных источников витамина B_2 на яйценоскость и выводимость яйца кур. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 197—211, 1941 . . 1204
Ромашова А. Н. Биоценотические взаимоотношения в гнездовых колониях цаплевых Астраханского заповедника. Тр. Астрах. гос. заповедн., 3: 155—189, 1940 . . . 1205
Северцов С. Об экологии глухаря и тетерева. Природа и соц. хозво, сб. 8, 2: 414—420, 1941 . . 1206
Сергеев А. А. Обмен веществ и энергии у кур пород белый леггорн и род-айланд. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., 48—55, 1941 1207

Сергеев А. А. Потребность в питательных веществах для уток. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 124—136, 1941 1208

Сергеев А. А. Потребность в питательных веществах кур-несушек при яйцекладке. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 19—29, 1941 1209

Сергеев А. А. и Кудрявцев Р. Р. Влияние кормовых факторов на яйценоскость и инкубационные качества яиц белый леггорн. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., 87—105, 1941 1210

Сергеев А. М. и Исаков Ю. А. О питании серого ворона. Природа, 6: 75—76, 1941 1211

Серебровский П. В. Критика теории кругов форм. Кризис систематики в орнитологии. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VI, 4: 158—190, 1941 1212

Скалон В. и Слудский А. Птицы Елагуйско-Тазовского бассейна (Красноярск. край). Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 421—434, 1941 1213

Скребицкий Г. А. Влияние характера гнездовой колонии на поведение ее членов. Научн.-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 7: 129—137, 1940 1214

Спангенберг Е. П. Птицы нижней Сыр-Дарьи и прилегающих районов. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 77—140, 1941 1215

Спангенберг Е. П. Состав авиафауны острова Харлова и прилегающего побережья в гнездовой период 1932 г. Тр. гос. заповедн. «Семь островов», 1: 74—84, 1941 1216

Студитский А. Н. Экспериментальный анализ роли гипофиза в развитии структуры и функции щитовидной и околощитовидной железы куриного зародыша. Арх. анат., гистол. и эмбриол., XXVI, 1: 3—41, 1941 1217

Тихомиров Н. и Романов П. Новая отрасль птицеводства (акклиматизация казуаров — эму). Наука и жизнь, 5: 60—62, 1941 . 1218

Третьякова Е. И. Влиянче влажности на физико-химические изменения плазм яйца. В кн.: Сб. тр. Н.-и. ин-та птицевод., М., 224—232, 1941 1219

Ульянин Н. С. Материалы к экологии перепела Северного Казахстана. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 153—166, 1941 . 1220

Ульянин Н. С. Токование тетеревов в лесостепной полосе Северного Казахстана. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 167—170, 1941 1221

Успенский А. Промышленное разведение фазанов. Мясн. и молочн. пром-сть, 6, стр. 10, 1941 . 1222

Успенский В. С. Птицы заповедника «Семь островов». Вид, состав и данные учета авиафауны летом 1938 г. Тр. гос. заповедн. «Семь островов», 1: 5—46, 1941 1223

Фердинандов В. В. Внутрияйцевые температуры при естественной инкубации. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. Ленина, 8: 32—38, 1941 1224

Фердинандов В. В. Прибор для определения объема птичьего яйца. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. Ленина, 12: 44—47, 1941 . . 1225

Фердинандов В. В. и Губанова Р. Г. К вопросу о длительности жизнедеятельности спермиев в половых путях кур. Тр. Воронежск. обл. опытн. птицеводной станции, IV: 3—7, 1940 . 1226

Федюшин А. В. Продуктивность Барабинских озер и вопросы птицеводства в Зап. Сибири. (каф. зоол. Омск. с.-х. ин-та). Тезисы и авторефераты н.-и. работ на II Межвузовской научно-технической конфер. Омской области, Омгиз, 1939 1227

Федюшин А. В. и Москалева Е. А. Барабинские озера как база для развития птицеводческих хозяйств. Тр. Омск. с.-х. ин-та им. С. М. Кирова, Омгиз, IV (XVII): 161—225, 1939 1228

Чулков Н. А. Артерии головы, шеи и крыла у домашних птиц. Уч. зап. Вологодск. гос. пед. ин-та, 2: 185—206, 1941 1229

Черновалова Н. П. К сельскохозяйственному значению чибиса. Тр. Ворошиловск. гос. пед. ин-та, III, 2: 53—54, 1941 1230

Чхиквишвили И. Д. К систематике и биоэкологии дятлов Грузии. Тр. Зоол. сектора Груз. ФАН СССР, III: 91—103, 1941 . . . 1231

Шидловская Н. А. Опыт воспитания и приручения птенцов гаги обыкновенной (Somateria mollissima). Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., зоопаркам и зоосадам, 8: 235—240, 1941 1232

Штерман Б. К. Функциональные приспособления к полету у первоптиц. Природа, 4: 57—65, 1941 . 1233

Штрайх Г. Г. и Светозаров Е. А. Анализ полового диморфизма в росте птиц. Изв. АН СССР, серия биол., 3: 496—504, 1941 1234

Яковлев Е. Передвижение гагары чернозобой под водой. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 458—459, 1941 1235

XVIII. Млекопитающие

Абдуразаков А. У. Бушуевский скот Узбекистана. Тр. Узб. гос. с.-х. ин-та им. Куйбышева, IV: 33—78, 1940 1236

Аверин Ю. В. О подкормке косули в Ильменском заповеднике. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., зоопаркам и зоосадам, 8: 233—234, 1941 1237

Авсененко С. И. Миргородская порода свиней. Сов. зоотехник, 11—12: 38—45, 1940 1238

Агладзе Д. Г. и Догонадзе Т. И. Изменчивость тонины шерсти и популяции грузинской (тушинской) овцы. Сб. тр. Гос. зоотехн.-вет. ин-та НКЗема Груз. ССР, III: 223—224, 1941 . . . 1239

Агладзе Д. Г. и др. Дополнительные исследования по вопросу об объективном методе изучения тонины шерсти. Сб. тр. Гос. зоотехн.-вет. ин-та НКЗема Груз. ССР, III: 170—171, 1941 . . . 1240

Акопян К. А. Влияние факторов окружающей среды на картину красной крови у крупного рогатого скота. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. Ленина, 8: 28—31, 1941 1241

Аксенова М. Я. Газообмен у северных оленей при голодании, кормлении и в период работы. Тр. Бур.-Монг. зоо-вет. ин-та, 2: 205—219, 1941 1242

Алексанян А. Б. Материалы по изучению грызунов в Армянской ССР (эпидемиологические характеристики). Сб. научн. тр. Ереванск. мед. ин-та, 1: 91—98, 1940 1243

Алеутская С. И. Экспериментальные изменения в эндокринных железах и тканях белых мышей под влиянием гравидана. Сб. научн. работ Иван. научно-практ. ин-та охраны материнства и младенчества, 3: 261—274, 1940 . 1244

Алиев А. А. К вопросу о минеральном обмене у буйволиц. В кн.: XX лет Азерб. с.-х. ин-та, Кировобад, 74—84, 1941 1245

Анатомия и основы физиологии овцы. 38 учетн. табл. Ред. Г. Ф. Дмитриев, М., НКЗем СССР, 1940 . 1246

Андреевский В. Я. Причины порочности спермы у баранов. Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 35—45, 1940 1247

Антипин С. Д. Закономерности возрастной линьки у молодняка кроликов меховых пород. Кролиководство, 2—3: 31—35, 1941 . . 1248

Антипин С. Д. Закономерности линьки волосяного покрова кроликов. Вестн. с.-х. наук, животноводство, 2: 152—162, 1941 . . 1249

Антипин С. Д. Закономерности линьки и выборочный забой взрослых меховых кроликов. Кролиководство и звероводство, 5: 22—27, 1941 1250

Антипин С. Д. Улучшение качества шкурки и увеличение выхода пуха на основе закономерности линьки кролика. Кролиководство: 64—73, 1941 1251

Антошкин Е. Д. Онтогенетическое развитие терморегуляции. Сообщ. III. О возрастных особенностях реакции крыс на тепловой укол. Физиол. журн. СССР, 2: 160—168, 1941 1252

Арапов П. В. Влияние возраста, упитанности и конституции каракульских овец на прихождение их в охоту. Тр. Узб. гос. с.-х. ин-та им. Куйбышева, IV: 39—56, 1940 1253

Аргиропуло А. И. О происхождении мышей (сем. Muridae). Природа, 2: 83—87, 1941 . . . 1254

Аргиропуло А. И. О нахождении мышевидного хомячка. Природа, 1: 91—93, 1940 1255

Арзуманян Е. А. К характеристике микростроения молочной железы малокавказских коров. Вестн. с.-х. науки, животноводство, 4: 131—138, 1940 1256

Ахмедов Г. Картина крови кавказской краснохвостой песчанки. Тр. Азерб. ин-та эпидемиол. и микробиол., VI, 2: 117—122, 1940 1257

Ахундов М. Г. К вопросу применения к грызунам провоцирующих методов для выявления вирусоносительства. Тр. Азерб. ин-та эпидемиол. и микробиол., VI, 2: 123—128, 1940 1258

Барац М. С. О влиянии фолликулина и грудного молока на молочные железы морских свинок. Бюлл. эксп. биол. и мед., X, 6: 433—436, 1940 1259

Барминцев Ю. Влияние ранней кастрации на работоспособность меринов, Коневодство, 3: 42—46, 1941 1260

Барулин К. и Керов М. Влияние синтетического эстрогенного вещества (полианола) на половую функцию кобыл. Коневодство, 1: 18—23, 1941 1261

Башенина Н. В. и Лавров Н. П. Учет кормов лисицы и горностая (мелких грызунов и насекомоядных). Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла. В/О «Заготживсырье», 5: 100—104, 1941 . 1262

Башкиров И. С. За спасение зубра. О восстановлении зубра в Беловежской пуще. Природа, 10: 43—50, 1940 1263

Бегучев А. П. Емкость вымени коров и ее изменения в течение лактации. Сов. зоотехн., 11—12: 112—114, 1940 1264

Бегучев А. П. и Глебина Е. И. Влияние различной степени наполнения вымени на секрецию молока. Вестн. с.-х. наук, животноводство, 4: 119—130, 1940 . 1265

Бируля Н. Б. О природе факторов, ограничивающих численность ма-

лого суслика в ковыльных степях. Зоол. журн., 1: 135—153, 1941 1266

Бируля Н. Б. и Литвинов И. Б. Устройство нор малого суслика и эффективность цианплава и хлорпикрина. Из сб. «Грызуны и борьба с ними», Алма-Ата, Противочумн. станц., 1: 69—94, 1941 1267

Бобров Н. Н. и Вознад А. В. Картина крови у собак во время смертельного обескровливания и в восстановительном периоде. Бюлл. эксп. биол. и мед., 9—10: 40—43, 1941 1268

Богданова Е. М. К характеристике промежуточного обмена у коров-рекордисток, Вестн. с.-х. наук, животноводство, 2: 120—135, 1941 1269

Байбуртцян А. А. К вопросу о преддверии преджелудков у рогатого скота. Тр. Ереванск. вет.-зоотехн. ин-та им. Закфедерации, 5: 16—23, 1941 1270

Боголюбский С. Н. О параллелизме в признаках домашних животных. В кн. «Памяти А. Н. Северцова», II, 1: 263—287, 1940 . 1271

Боголюбский С. Н. Соотношение массы размеров органов у разводимых Mustelidae. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 61—71, 1941 . 1272

Боливадзе П. Д. Несколько примеров изменчивости тонины шерсти в популяциях грузинской (тушинской) овцы. Материалы по метизации груз. пород овец. Сб. тр. Зоотехн.-вет. ин-та НКЗема Груз. ССР, III: 247, 1941 . . . 1273

Борисов Г. П. К изучению факторов, обусловливающих исчезновение зайца-русака. Природа, 10: 79—81, 1940 1274

Бородин Л. П. Учет, размещение и кормовая база лося в Окском заповеднике. Тр. Окск. гос. заповедн., 1: 129—149, 1940 . . . 1275

Бородина М. Н. Материалы по питанию лисицы в Омском заповеднике. Тр. Окск. гос. заповедн., 1: 150—173, 1940 1276

Бочарников О. Н. Мышевидные грызуны и меры борьбы с ними. Ростов, Роствегиздат, 32 стр., 1941 1277

Брегадзе А. Индивидуальная реакция кроликов на порядковый «счет» через один. Тр. Ин-та физиол. им. Бериташвили, 4: 337—344, 1941 1278

Брегадзе А. Способность собак производить порядковый «счет» и природа этого «счета». Сообщ. I. Сообщ. Груз. ФАН СССР, 10: 763—770, 1940 1279

Брем А. Э. Жизнь животных. В 5 томах. Под общей ред. А. Н. Северцова. Т. V. Млекопитающие. Под ред. Б. М. Житкова. Перер. М. А. Гремяцкий. М., Учпедгиз, 772 стр., 1941 1280

Бурачевский И. И. Действие питуитрина и гипофизэктомии на желудочную секрецию собак. Бюлл. эксп. биол. и мед., 2: 127—130, 1941 1281

Буякович Н. Г. Акклиматизация ондатры в Якутской АССР. Тр. Н.-и. ин-та полярн. земледелия, животн. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 12: 7—32, 1940 1282

Буякович Н. Г. Засуха и миграции выхухоли (Desmana moschata L.). Научн.-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 166—174, 1940 1283

Варшавский С. Н. Географические особенности дневной активности малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.). Зоол. журн., 2: 290—302, 1941 1284

Васильев В. В., Раевский В. В. и др. Речные бобры и соболи в Кондо-Сосвинском гос. заповеднике. Тр. Кондо-Сосвинск. гос. заповедн., 1: 28, 1941 1285

Вахрамеев К. А. Ненормальности лактации у серебристо-черных лисиц. Кролиководство и звероводство, 4: 13—17, 1941 . . . 1286

Веденев П. Обследование результатов выпуска ондатры на территории Полуйской производственно-охотничьей станции (низовья р. Оби). Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животновод. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 12: 57—63, 1940 1287

Верещагин Н. К. Акклиматизация нутрии (Myocastor coypus Mol.) Зап. Грузии. Тр. Зоол. ин-та АН Груз. ССР, IV: 3—42, 1941 . . 1288

Верещагин Н. К. Условия жизни вредителя полей — общественной полевки в Азербайджане. Изв. Азерб. ФАН СССР, 2: 85—89, 1941 1289

Вермель Е. М. и Глебина Е. И. Развитие молочной железы и ее секреторного процесса. К процессу жиронакопления в молочной железе. Арх. анат., гистол. и эмбриол., XXVI, 1: 82—90, 1941 1290

Верховская Р. И. Экспериментальные исследования действия некоторых минеральных масел на кожу мышей. Опыты с эмульсолом. Арх. биол. наук, 2: 47—53, 1941 1291

Вишневский В. М. О подборе многоплодных самок серебристо-черных лисиц. Кролиководство и звероводство, 2—3: 17—19, 1941 1292

Володин П. М. О реконструкции орудий и методов лова пушных зверей (Якут. ССР). Соц. строительство, 10—11: 121—124, 1940 1293

Гептнер В. Г. Лесные мыши горного Крыма. К вопросу о систе-

матическом и биологическом взаимоотношениях близких видов. Тр. Крымск. гос. заповедн., 2: 251—285, 1940 1294

Гептнер В. Г. Фауна песчанок (Mamalia, Glires) Ирана и зоогеографические особенности малоазиатско-ирано-афганских стран. Новые мемуары Моск. о-ва испытателей природы, XX: 72, 1940 . 1295

Гептнер В. Г. и Формозов А. Н. Млекопитающие Дагестана. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 3—74, 1941 1296

Гершензон С. Дополнительные данные о системе скрещиваний в природных популяциях хомяка (Cricetus cricetus L.). ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 2: 155—156, 1941 1297

Гершензон С. и Полевой В. Система скрещиваний и природной популяции хомяка (Cricetus cricetus L.). ДАН СССР, нов. серия, XXX, 1: 64—65, 1941 . . 1298

Гиндце Б. К. К вопросу об изучении артериальной системы головного мозга домашней козы. Тр. Ереванск. вет.-зоотехн. ин-та им. Закфедерации, 5: 3—15; 1941 . 1299

Гладцинова Е. Ф. Влияние низких температур на процессы обмена веществ в сперме. Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 214—219, 1940 1300

Глембоцкий Я. Л. и Нахимсон В. Ф. Связь складчатости кожи при рождении ягнят с продуктивностью у прекосов. Вест. с.-х. наук, животноводство, 5: 55—72, 1940 1301

Горялкин Ф. Е. Влияние витамина А на проявление половой охоты и развитие плода у свиноматок. Докл. Акад. с.-х. наук им. Ленина, 1: 33—36, 1941 1302

Гоосен П. Главнейшие константы жира некоторых пушных зверей. Моск. Зоотехн. ин-та, 1: 103—106, 1941 1303

Громова В. Опыт изучения процесса образования форм у млекопитающих (род Equus — лошади). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VI, 4: 92—157, 1941 1304

Губарев Л. Д. Распространение серой крысы (Rattus norvegicus Berg) в восточных районах Ростовской области. Тр. Рост. н/Д. гос. н.-и. противочумн. ин-та, II: 135—144, 1941 1305

Гречка М. К. Влияние окислительно-восстановительного режима на сохранение оплодотворяющей способности сперматозоидов кролика. Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 208—213, 1940 1306

Грудев Д. И. Система племенной работы в родственных группах свиней. Вестн. с.-х. наук, животноводство, 4: 53—66, 1940 . . . 1307

Грызуны и борьба с ними. Сб. статей. Отв. ред. В. П. Смирнов. Алма-Ата, Алма-Атинск. противочумная станция, 1: 236, 1941 . . . 1308

Гуляев И. А. Лайка, ее выбор, разведение и применение. Молотов, Молотовск. обл. к-ра В/О «Заготживсырье», 12 стр., 1941 . 1309

Гурвич Э. Е. Содержание азота и фосфора в мозгу у собак. Тр. Ин-та мозга, 5: 297—303, 1940 . 1310

Гуссейнов С. И. и Губаханов А. Г. Предварительные итоги метизации Горского скота швицами в Дагестане. Сб. н.-и. работ. Дагест. респ. опытн. станции по животнов., 1: 7—64, 1940 . . . 1311

Даль С. К. Данные о результатах акклиматизации енотовидных собак в Армянской ССР. Изв. Арм. ФАН СССР, 1: 121—127, 1941 . 1312

Данилов Д. Н. Методика оценки урожаев кормов белки при прогнозировании ее численности. Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла. В/О «Заготживсырье», 5: 34—45, 125—126, 1941 1313

Данилов Д. Н. Оценка урожая семян хвойных, как кормовых ресурсов белки. Научн-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., зоопаркам, зоосадам, 8: 118—133, 1941 . . 1314

Данилович А. П. Новые находки сони-полчка. Изв. Всес. геогр. о-ва, 3: 478—479, 1941 1315

Даниелян Г. Т. К вопросу о ключице собаки. Тр. Ереванск. вет.-зоотехн. ин-та, 7: 7—13, 1941 . 1316

Делеидова З. А. Зависимость между длительностью эмбрионального развития, ростом и настригом у овец. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 211—220, 1941 . 1317

Демина М. Ф. Закономерности роста и развития молодняка кроликов. В кн. «Кролиководство», М., 42—52, 1941 1318

Демченко П. В. Мировой рекорд суточного удоя коровы Вены. Сов. зоотехник, 5: 34—50, 1941 . 1319

Денисов В. Ондатра. Заготовитель, 13: 26—27, 1941 1320

Денисов В. Работы по обогащению пушной фауны в 1941 г. Сов. охотник, 1: 4—6, 1941 1321

Диомидова Н. Действие гипофиза на образование сперматозоидов в культурах семенников крысы. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 9: 871—873, 1941 1322

Диомидова Н. Состояние семенных и фолликулярных клеток крысы в культурах ткани. ДАН СССР, нов. серия, XXXII, 1: 95—98, 1941 1323

Доброхотов М. А. Выпуск и расселение ондатры в долине ре-

ки Мархи (левый приток Вилюя). Тр. н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 12: 35—56, 1940 1324

Долин А. О. Дальнейший анализ функций торможения у обезьян. Сообщение II. Арх. биол. наук, XLIV, 1: 85—100, 1936 1325

Донченко В. В. Верблюды Кара-Калпакии. Тр. Туркм. с.-х. ин-та, IV: 235—290, 1940 1326

Дьячков И. Н. и Мухамедова Л. Д. К вопросу о повышении многоплодия каракульских овец путем селекции. Бюлл. Всес. н.-и. ин-та каракулеводства, 4: 23—33, 1941 1327

Егорин Н. Ф. Вредные грызуны Западной Сибири и меры борьбы с ними. В кн.: Тр. Научн. конфер. по изуч. и освоению производств. сил Сибири, V: 172—179, 235—237, 1941 1328

Еловских А. С. К вопросу о действии воды на работу околоушной слюнной железы жвачных. Сб. рефератов Научн. конфер. Омск. вет. ин-та и Омск. н.-и. вет. ин-та, II, 13—15, 1941 . . 1329

Емельянова Е. Н. Условия и характер образования пигмента у зонарных горностаевых кроликов. Бюлл. эксп. биол. и мед., 3: 278—280, 1941 1330

Ершова Е. М. Обзор племенного фонда ахал-текинской и иомудской пород лошадей и основное направление племенной работы с ними. В кн. «Селекц.-плем. работа в коневодстве и мулопроизводство Ср.-аз. республик», М., 24—48, 1940 1331

Ефимов А. Е. Гистология общего кожного покрова и его сезонные изменения у северного оленя. Тр. Омск. вет. ин-та, XII: 93—327, 1940 1332

Ефимов А. Е. и Сарра-Ефимова В. И. Строение пантов марала (Cervus canadensis sibiricus). Тр. Омск. вет. ин-та, XIII: 141—153, 1941 1333

Жандеркин А. И. и Пасекан И. К. Ангорские козы и их метисы в Казахстане. Казахск. н.-и. ин-т. животнов., Алма-Ата, Казгосиздат, 44 стр., 1941 . . . 1334

Жарков И. В. Новые методы учета горностая. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., зоопаркам и зоосадам, 8: 182—191, 1941 . . 1335

Жеденов В. Н. Конечные формообразовательные процессы в области Foramen ovale сердца плода у высших млекопитающих животных и человека. ДАН СССР, нов. серия, XXXIII, 1: 84—88, 1941 1336

Жеденов В. Н. Новые данные о строении и развитии отверстий и клапанных аппаратов сердца высших (плацентарных) животных и человека. Тр. Чкаловск. с.-х. ин-та, I, 1: 53—74, 1941 1337

Жеденов В. Н. О специфичности конечных преобразований сердца в области владения легочных вен в процессе его развития у высших животных и человека. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 5: 494—498, 1941 1338

Животков Х. К вопросу о повторных покрытиях кобыл в периоде охоты. Коневодство, 4: 9—11, 1941 1339

Животков Х., Говоров Т. и др. Искусственное осеменение лошадей и племенной зоотехнический подбор. Коневодство, 11—12: 1—4, 1940 1340

Животков Х. и Сказкин П. Эффективность осеменения кобыл до и после овуляции. Коневодство, 1: 11—13, 1941 1341

Жилинский А. Ойротская лошадь. Коневодство, 4: 23—27, 1941 . 1342

Жуков М. Звероводство Бурят-Монголии за 1940 г. Кролиководство и звероводство, 4: 34 стр., 1941 1343

Жуковицкий И. М. Случай инфекционной болезни от укуса крыс (болезнь содоку). Врачебн. дело, 10: 699—700, 1940 . . . 1344

Журавская Н. А. Взаимоотношение n-us acessorius и n-us hypoglossus в эмбриогенезе теленка. Об источниках возникновения двигательных компонентов блуждающего нерва. Тр. Минск. гос. мед. ин-та, X, 1: 61—78, 1940 . 1345

Заблоцкий М. О создании племенной книги гибридных зубров и американских бизонов СССР. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 236—246, 1941 1346

Завадовский М. М. Гормональный метод стимуляции многоплодия овец. М., Сельхозгиз, 204 стр., 1941 1347

Завадовский М. М. О многоплодии овец. Основы методики гормональной стимуляции многоплодия овец и заготовки сыворотки жеребных кобыл (СЖК). Ташкент, Узгиз, 48 стр., 1941 . . . 1348

Зверев М. Д. Новый зверек в нашей фауне — пустынная соня (баялычная мышь). Природа, 10: 78—79, 1940 1349

Завадовский М. М. и Липгарт Т. Осуществляется ли влияние сыворотки жеребых кобыл или пролана на гипофиз через половую железу или помимо нее? Сообщ. II. (Взаимно-противоречивое взаимодействие гонадотропной функции гипофиза и по-

ловых желез.) Бюлл. эксп. биол. и мед., VII, 6: 533—540, 1939 1350

Звонкович П. Я. Характер изменения морфологических показателей крови крупного рогатого скота в связи с возрастом, лактацией и стельностью. Вестн. с.-х. науки, животноводство, 3: 140—148, 1940 1351

Зимкин Н. В. и Лебединский А. В. Об иннервации сфинктера зрачка кролика. В кн. «Сб. тр., посвящ. В. В. Воронину», Тбилиси, 135—143, 1941 1352

Здруйковская А. И. О влиянии канцерогенных веществ на процесс заживления кожных ран у млекопитающих. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 9: 865—868, 1941. 1353

Ибрагимова З. И. Особенности эмбрионального развития Сильвиева водопровода у кролика. Тр. Самаркандск. мед. ин-та, IV: 95—100, 1939 1354

Иванов М. М. К вопросу о питании байкальской нерпы (Phoca sibirica Gmel.) и методе его изучения. Изв. Биол.-геогр. ин-та, VII, 1—2: 137—140, 1936 1355

Иванова В. В. Половая производительность самцов гибридов як + тур. Тр. Ойротск. зональн. оп. станции по животнов., 1: 228—264, 1941 1356

Игнатьев М. Б. Изменение качества потомства в зависимости от возраста родителей. Вестн. с.-х. науки, животноводство, 2: 56—65, 1941 1357

Из результатов зоотехнических исследований. Сб. статей. Под ред. Е. Ф. Лискуна. Тр. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, животноводство, V, III: 256, 1941. 1358

Ильмъярь М. Торийская лошадь (Эст. ССР). Коневодство, 6: 24—26, 1941 1359

Кайзер Г. А. Итоги работ по службе учета численности грызунов на Ю.-В. СССР в 1939 г. Из сб. «Грызуны и борьба с ними», Алма-Ата, Противочумн. станц., 1: 225—234, 1941 . . . 1360

Кайзер Г. О сроках размножения сурков. Сов. охотник, № 6, 1940 . 1361

Калабухов Н. И. Некоторые зоологические особенности близких видов грызунов. Сообщ. 5. Влияние длительного содержания в темноте на суточный ритм активности лесных и желтогорлых мышей (Apodemus sylvaticus L. и. A. flavicollis). Бюлл. эксп. биол. и мед., 78: 68—71, 1941 . 1362

Калабухов Н. И. Некоторые особенности проявления адаптивных признаков у близких видов грызунов. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, 59, серия биол. наук, 13: 80—101, 1940 1363

Калинин В. Арабская лошадь в СССР и направление племенной работы с ней. Коневодство, 2: 28—32, 1941 1364

Камбулин Е. А. Материалы по экологии большой песчанки (Rhombomys opimus Licht.) в Казахстане и меры борьбы с ней. Из сб. «Грызуны и борьба с ними», Алма-Ата, Противочумн. станц., 1: 95—151, 1941 1365

Каминский С. Д. и др. Материалы к химической характеристике цереброспинальной жидкости в норме у обезьян (павианы и макаки). Физиол. журн. СССР, 4: 535—536, 1941 1366

Канделаки С. П. Новое лабораторное животное — закавказский хомяк. Лабор. практика, 2: 25—27, 1941 1367

Карауш О. Н. Ахал-текинец как улучшатель казахской и киргизской лошади. В кн. «Селекц.-племенн. работа в коневодстве и мулопроизводство. Ср.-аз. республик», М., 48—71, 1940 . . . 1368

Кардымович Э. И. Шерстный покров диких баранов Старого Света и проблема наследственной изменчивости шерстного покрова у домашних овец. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 2: 178—181, 1941 1369

Каркузиди К. С. и Дрожевкина М. С. Выделение B. pseudotuberculosis rodentium Pfeifferi от суслика и возможное эпизоотологическое значение этой находки. Тр. Рост. н/Д. гос. н.-и. противочумн. ин-та, II: 78—89, 1941 1370

Карпов А. С. Гетерозис по физиологическим признакам при метизации овец. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 7: 719—721, 1941 . . 1371

Карпов А. С. Состав крови английских пород овец в связи с их конституциональными особенностями. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 8: 825—828, 1941 1372

Каштанов Л. Селекционная работа с донской породой лошадей. Коневодство, 2: 20—27, 1941 1373

Кедров В. К. Миграция оплодотворенной яйцеклетки у кобыл и коров. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 42—44, 1941 1374

Кириллов В. Влияние отбора сперматозоидов по признаку жизнеспособности на повышение оплодотворяемости коров и на качество получаемого потомства. От опытной работы к производственным достижениям, 1: 5—22, 1941. 1375

Кирис И. Д. Методика прогноза изменений численности обыкновенной белки (Sciurus vulgaris).

Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла. В/О «Заготживсырье», 5: 17—34, 1941 1376
Кирис И. Д. Прогнозы урожаев белки. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., зоопаркам и зоосадам, М., 8: 103—117, 1941 . 1377
Клейненберг С. Е. Питание и динамика упитанности Delphinus delphis ponticus Barabasch. Моск. о-во испыт. природы, М., 40 стр., 1940 1378
Клер Р. В. О плодовитости серебристо-черных лисиц. Кролиководство и звероводство, 5, 42—43, 1941 . . 1379
Клер Р. В. Течка и беременность у некоторых Mustelidae (норка, соболь, куница). Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 20—60, 1941 . . 1380
Климов А. Ф. Анатомия домашних животных. М., Сельхозгиз, I: 1—560, 1941 1381
Коблов Г. А. Мощность мелкозема как фактор, влияющий на распределение грызунов в горных условиях. Природа, 3: 86—88, 1941 1382
Козлова В. М. Зависимость процента оплодотворения коров от числа сперматозоидов при искусственном осеменении в шейку матки. Тр. Лабор. искусств. осемен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 278—284, 1940 . . 1383
Колесник Н. Н. О породообразовании крупного рогатого скота. Изв. АН СССР, сер. биол., 1: 34—57, 1941 1384
Колесников Н. В. Пахионовы грануляции у домашних животных и антропоидных обезьян. Арх. анат., гистол. и эмбриол., XXVII, 1: 80—92, 1941 1385
Колосов А. М. Биология размножения зайца-русака (Lepus europaeus Pall.). Зоол. журн., 154—172, 1941 1386
Комаров Н. И. Влияние повышенной нормы белка на качество спермы быков. Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 63—69, 1940 . . 1387
Комаров Н. И. О влиянии пролана на половую функцию быков. Тр. Лабор. искусств. осемен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 70—74, 1940 1388
Копейкин В. Г. и Тулупова Н. А. Живой вес мериносовых ярок и маток во время случки и их оплодотворяемость и многоплодие. Тр. Ворошиловск. зоотехн.-вет. ин-та, 1: 67—70, 1941 1389
Коротов Г. П. Заяц-беляк. Соц. строительство, 4: 59—60, 1941 . . 1390
Косяков К. С., Татаренко Т. Т. и Иванова Л. А. О возможности диагностировать беременность у сельскохозяйственных животных по химическим изменениям состава волос. Докл. Всес. акад. с.-х. наук, 21—22: 47—51, 1939 1391
Кошевой М. А. Влияние СЖК на половую активность каракульских баранов-производителей. Бюлл. Всес. н.-и. ин-та каракулеводства, 4: 43—48, 1941 1392
Котляров И. И. Активность печеночной амилазы у беременных животных и эмбрионов. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1: 70—72, 1941 1393
Красавцев Б. А. К биологии лисы в окрестностях г. Ворошиловска. Тр. Ворошиловск. гос. пед. ин-та, IV, 2: 77—82, 1941 . . 1394
Красовский В. О врагах выхухоли. Природа и соц. хоз-во, сб. 8, 2: 212—213, 1941 1395
Красуский В. К. и Крымская М. К. Некоторые биологические особенности работы околоушной железы у жвачных. Сообщ. I. Физиол. журн., XXVIII, 4: 372—383, 1940 1396
Кривоносов А. Г. Улучшение туркменских курдючных овец сараджей. Тр. Туркм. респ. оп. станций по животнов., II: 51—67, 1941 1397
Криницын Д. Я. Материалы о непрерывной секреции околоушных желез у жвачных. Физиол. журн., XXVIII, 4: 384—388, 1940 . . . 1398
Крок Г. С. Возрастные изменения яичников свиньи от момента рождения до периода половой зрелости. Сб. тр. Харьк. ин-та, XIX, 1: 86—103, 1940 1399
Крюков Л. М. Потенциальные возможности цементобластов при трансплантации зубных зачатков собак. Стоматология, 3: 56—60, 1941 1400
Кряжев В. Я. Питомник обезьян. Природа, 3: 117—121, 1941 . . 1401
Кряжев В. Я. Слюнные условные рефлексы у обезьян. Физиол. журн. СССР, 4: 490—495, 1941 . 1402
Кузнецов Б. А. Аберративная изменчивость окраски пушных зверей. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 134—140, 1941 1403
Кузнецов Б. А. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 113—133, 1941 1404
Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М., «Международная книга», 412 стр., 1941 1405
Курапова М. В. и Степанов П. Н. Алтайская белка на Кавказе. Природа, 2: 93—95, 1941 1406
Кушнер Х. Ф. Селекционное значение гематологических исследований в коневодстве. ДАН СССР,

нов. серия, XXX, 7: 647—649, 1941 1407

Кушнер Х. Ф. Состав крови яков, крупного рогатого скота и гибридов в связи с гетерозисом. Тр. Ойратск. зон. оп. станции по животнов., I: 195—205, 1941 . . 1408

Кушнер Х. Ф. и Альперович Х. Б. Гематологическое исследование свиней Всес. с.-х. выставки. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 7: 722—725, 1941 . . 1409

Лавров Л. Проблема разведения бобров. Природа и соц. хоз-во, 8, 2: 214—217, 1941 1410

Лавров Н. П. Методика составления прогнозов изменений численности горностая (Mustela erminea L.). Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла В/О «Заготживсырье», 5: 60—77, 1941 . . 1411

Лавров Н. Л. Принципы и методы акклиматизации ондатры (Fiber zibethicus L.). Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла В/О «Заготживсырье», 5: 155—171, 212—213, 1941 1412

Лазарев Г. И. Материалы по химическому составу и физическим свойствам цереброспинальной жидкости верблюда. Тр. Туркм. с.-х. ин-та, IV: 57—70, 1940 1413

Лапчинский А. Г. О гомопластической пересадке органов у млекопитающих. Тр. Ин-та цитол., гистол. и эмбриол., I, 1: 183—207, 1941 1414

Левицкий В. В. К вопросу о морфогенезе артерий свободного отдела грудной конечности некоторых млекопитающих животных. Сб. рефератов научной конфер. Омск. вет. ин-та и Омск. н.-и. вет. ин-та, II, 5—7, 1941 . . . 1415

Лесник. Северные собаки. Учпедгиз, Ленингр. отд-ие, 104 стр., 1941 1416

Листовничая У. И. Сравнительная характеристика хозяйственных качеств серой украинской и красной немецкой пород. Сб. тр. Харьк. вет. ин-та, XIX, 2: 104—121, 1940 1417

Лихачев Г. Н. Естественные враги мышевидных грызунов. Лесн. хоз-во, 6: 47—99, 1941 1418

Логинов Б. А. Патолого-гистологическое исследование слизистой оболочки сычуга овец, подвергнутых влиянию химизации солями таллия в целях искусственной линьки. Тр. Ворошиловск. зоотехн.-вет. ин-та, 1: 61—66, 1941 . 1419

Лоскутов А. М. Об изменении морфологических и некоторых физико-химических свойств крови телят в связи с возрастом. Тр. Омск. вет. ин-та, XII, 51—66, 1940 1420

Лукьянова В. С. Количественные характеристики ассиметрии черепа некоторых зубатых китов (Odontoceti). Изв. АН СССР, сер. биол., 3: 391—399, 1941 . . 1421

Лысов А. М. и Цхай В. В. К вопросу о возможности повышения многоплодия каракульских овец применением сыворотки крови кастрированных кобыл. Бюлл. Всес. н.-и. ин-та каракулеводства, 4: 81—86, 1941 1422

Огнев С. И. Заметки по систематике анадырских млекопитающих, собранных Л. А. Портенко. Тр. н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 14: 94—105, 1941 1423

Огнев С. И. Млекопитающие Центрального Тянь-Шаня (Заилийского и Кунгей-Алатау). В кн. «Материалы к познанию фауны и флоры СССР», Моск. о-во испытат. природы, нов. серия, отд. зоол., 3, 86, 1940 1424

Ондатра на Советском Севере. Тр. н.-и. ин-та полярн. землед., животн. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 12: 96, 1940 . 1425

Орлов К. А. К вопросу о характеристике брейтовской свиньи. Тр. Яросл. обл. оп. станции животнов., 110—126, 1941 1426

Макаров А. Казахская лошадь группы районов Западного Азербайджана. Коневодство, 1: 27—29, 1941 1427

Маллицкий В. А. О направлении метизации овец. Нар. хоз-во Казахстана, 5: 53—57, 1941 . . 1428

Мантейфель П. А. Соболь в неволе. Кролиководство и соболеводство, 6: 7—11, 1941 . . . 1429

Маринович А. Ондатра в Якутии. Соц. строит-во, 1: 66—71, 1941 1430

Машковцев А. Новый метод борьбы с яловостью с.-х. животных. Совх. производство, 9: 44, 1941 1431

Машковцев А. Новый метод борьбы с яловостью с.-х. животных. Соц. сельск. хоз-во, 7—8, 93—95, 1941 1432

Машталер Г. А. и Хоросанова А. К. Экспериментальный сон млекопитающих при низких температурах. Бюлл. эксп. биол. и мед., 3: 208—210, 1941 1433

Мекленбурцев Р. Н. К распространению и экологии памирского зайца (Lepus tolai pamirensis Blanf.). Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 5—6: 43—46, 1940 1434

Мертц П. А. и Крюков М. И. Учет европейского оленя методами прогона и подхода в Воронежском заповеднике. Научно-метод.

зап. Гл. упр. по заповедн., 7: 11—22, 1940 1435

Метелкин А. И. Подбор экспериментальных мышей и содержание их в периоде опыта. Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол., 2: 114—118, 1941 1436

Методика прогноза изменений численности пушных зверей и воспроизводства их запасов. Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла В/О «Заготживсырье», V: 216, 1941 1437

Милованов В. К. и Смирнов-Угрюмов Д. В. Проблема рационального использования производителей в свете учения акад. Н. П. Павлова. Вестн. с.-х. наук, животноводство, 5: 138—153, 1940 1438

Милютин Н. Г. Материалы к размножению крота (Talpa europaea brauneri Satun.). Зоол. журн., 3: 482—484, 1941 1439

Михайлова З. Ф. Козы Кара-Калпакии (по материалам экспедиции 1935 г.). Тр. Туркм. с.-х. ин-та, IV: 191—216, 1940 . . . 1440

Модянов А. В. и Сперанский В. И. Потребность в кальции и фосфоре у суятных и подсосных овец. Вестн. с-.х. науки, животноводство, 3: 20—29, 1940 . 1441

Моор Г. Г. Предварительные результаты мечения китов в Антарктике. Пробл. Арктики, 1: 71—75, 1941 1442

Моргайлик И. А., Довгулевич П. Г. и др. Беловежская пуща. В помощь туристу. Упр. по заповедн., зоопаркам и зоосадам при СНК БССР, Минск, Гизбел., 44 стр., 1941 1443

Насимович А. А. Барс на Западном Кавказе. Природа и соц. хоз-во, 8, 2: 260—265, 1941 . . 1444

Насимович А. А. К методике количественного учета благородного оленя в Кавказском заповеднике. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., зоопаркам и зоосадам, 8: 173—177, 1941 1445

Насимович А. А. Количественный учет серн и динамика их поголовья в Кавказском заповеднике. Научн.-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., зоопаркам и зоосадам, 8: 178—181, 1941 . . 1446

Насимович А. А. Сезонные миграции и некоторые другие особенности биологии бурого медведя на западном Кавказе. Научн.-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 7: 211—227, 1940 . . . 1447

Наумов Г. Песец, его промысел и перспективы песцового хозяйства в Ненецком округе. Природа и соц. хоз-во, 8, 2: 286—297, 1941 1448

Наумов С. П. Ластоногие (Pinnipedia) Охотского моря (преимущественно его юго-зап. части). Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та, XXIV: 19—74, 1941 1449

Наумов С. П. Материалы по стационарному распределению зайца-беляка (Lepus timidus Lin.). Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та, XXIV: 75—81, 1941 1450

Наумов С. П. Методика составления прогнозов изменений численности зайца-беляка (Lepus timidus L.). Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла В/О «Заготживсырье», 5: 46—60, 1941 . 1451

Наумов С. П. и Лавров Н. П. Основы биологии промысловых зверей СССР. Под общ. ред. Б. М. Житкова. М., «Международная книга», 348 стр., 1941 . 1452

Небыков И. И. О породном составе уральских оленей. Тр. Н.-и. ин-та полярн. земледел., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Оленеводство», 14: 107—140, 1940 1453

Нейман О. Ф. и Зальцман А. А. Переживаемость и скорость продвижения сперматозоидов в половых органах кобылы. Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 317—329, 1940 . . 1454

Некипелов Н. В. Материалы по биологии даурского и джунгарского хомячков. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 141—161, 1941 . . 1455

Некипелов Н. В. Новые наблюдения по биологии Красно-серой полевки (Evotomys rufocanus irkutensis Ogn.). Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 162—165, 1941 . . 1456

Немшилов С. Ф. и др. К вопросу о роли крыс в эпидемиологии кишечных инфекций. Казанский мед. журн., 2: 15—18, 1941 . . 1457

Нестеров Г. Ф. Секреция сычуга у ягнят в связи с возрастом. Вестн. с.-х. наук, ветеринария, 4: 135—136, 1940 1458

Никитин К. Н. К вопросу о влиянии климатических факторов на биологию пятнистого оленя. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 7: 248—251, 1940 . . 1459

Никифоров И. М. Физиология пищеварения у лисицы. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 84—102, 1941 . 1460

Отчет о работах по грызунам Зоологической лаборатории Карагандинской сельскохозяйственной опытной станции. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., 3—4: 603—610, 1941 1461

Павловский Е. Н. и Алфеева С. П. Патолого-гистологические изменения кожи крупного рогатого скота при укусе клеща. Тр. Военно-мед. акад. Кр. Армии им. Кирова, XXV, 153—160, 1941 1462

Панышева Л. В. Нормальный половой цикл романовской овцы. Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 308—316, 1940 1463

Паровщиков В. Выхухоль (Desmana moschata L.) в Вологодской области. К вопросу о реакклиматизации и акклиматизации выхухоли в Арханг. и Вологодск. обл. Природа и соц. хоз-во, 8, 2: 209—211, 1941 1464

Паровщиков В. К вопросу акклиматизации и реакклиматизации речного бобра в Архангельской обл. и АССР Коми. Природа и соц. хоз-во, 8, 2: 218—227, 1941 1465

Паршутин Г. Влияние некоторых дезсредств на жизнеспособность сперматозоидов. Коневодство, 6: 36—38, 1941 1466

Паршутин Г. Причины дисфункции придаточных половых желез у жеребца. Коневодство, 4: 13—17, 1941 1467

Петрайтис И. Жмудская лошадь. Коневодство, 3: 34—37, 1941 1468

Петряев П. А. Биологические основы разведения соболей. Кролиководство и звероводство, 6: 11—14, 1941 1469

Петряев П. А. Биология нутрии. Кролиководство и звероводство, 4: 17—21, 1941 1470

Петской П. Г. Возрастные и функциональные изменения яичников млекопитающих. Сообщ. 1. Тр. Кировск. зоотехн.-вет. ин-та, IV, 4: 49—74, 1941 1471

Платова Т. П. Дыхание тканей при отравлении животных (кроликов). Тр. Ин-та цитологии, гистологии и эмбриологии, I, 1: 3—17, 1941 1472

Плетнев С. А. О вариациях числа хромосом в соматических тканях домашней кошки. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 6: 622—624, 1941 1473

Полищук А. И. Влияние разнообразного питания производителей на качество приплода овец. Яровизация, 2: 82—84, 1941 . . . 1474

Положенцева Т. Д. Влияние кормовых факторов на качество смушки каракульских овец. Вестн. с.-х. наук, животноводство, 5: 73—85, 1940 1475

Поляков И. Я. Экологические особенности малого и рыжеватого сусликов. Вестн. защиты раст., 1: 55—57, 1941 1476

Попандопуло П. Х. и Соколова Л. М. Влияние витаминов А и Е на репродукцию, плодовитость и развитие молодняка. Вестн. с.-х. наук, животноводство, 4: 17—31, 1940 . . . 1477

Попов В. А. Американская норка (Lutreola vison Briss) и методы ее акклиматизации. Тр. Центр. лабор. биол. и охот. промысла В/О «Заготживсырье», 5: 185—198, 212—213, 1941 1478

Попов Б. М. О сезонных миграциях летучих мышей (Chiroptera). Природа, 2: 87—90, 1941 . . . 1479

Попов Л. Н. Промысловые млекопитающие восточного побережья Таймырского полуострова. Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 8: 87—123, 1939 1480

Попова В. М. Характеристика карабаирской породы лошадей и племенная работа с ней. В кн. «Селекционно-племенная работа в коневодстве и мулопроизводство. Ср.-аз. республик», М., 71—79, 1940 1481

Портенко Л. А. Распространение, образ жизни и промысел млекопитающих Анадырского края. Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 14: 5—93, 1941 1482

Портенко Л. А. Фауна Анадырского края. Часть III. Млекопитающие. Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животновод. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 14: 108—194, 1941 1483

Преображенский Б. В. Влияние сроков кастрации на развитие и мясную продуктивность самцов северного оленя. Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Оленеводство», 16: 5—34, 1941 . . 1484

Преображенский П. П. Сравнительные анатомические данные по дорзальной мускулатуре поясничного отдела позвоночника домашних животных. Внутр. структура, стато-динамика. Тр. Вологодск. с.-х. ин-та, 3: 83—113, 1941 1485

Радкевич П. Е. К вопросу о резервной щелочности и остаточном азоте в крови у овец в норме. Вестн. с.-х. науки, ветеринария, 4: 133—134, 1940 1486

Ралль Ю. М. Очерк экологии гребенщиковой песчанки. Из сб. «Грызуны и борьба с ними». Алма-Ата, Противочумн. станция, 1: 179—208, 1941 1487

Родин И. И. Изучение чувствительности пениса хряков. Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 242—245, 1940 1488

Розмахов И. Г. К проблеме минерального питания диких животных Кавказского заповедника.

Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 7: 201—210, 1940 . . 1489

Романов А. А. Пушные звери Ленско-Хатангского края и их промысел. Под ред. Г. Г. Доппельмайра. Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 17: 110, 1941 1490

Рутилевский Г. Л. Промыслов. млекопитающие полуострова Челюскина и пролива Вилькицкого. Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 8: 7—59, 1939 1491

Рыбьяков И. Е. Гибридизация яка в Кош-Агачском аймаке Ойротской автономной области. Тр. Ойротск. зон. оп. станц. по животнов., 1: 147—157, 1941 . 1492

Рчеулишвили М. Д. Региональные особенности покрова животных. Сообщ. 2. Изменчивость тонины осенней шерсти в руне популяции Тушинских овец. Сообщ. АН Груз. ССР, 1—2: 144—156, 1941 1493

Рыбиновская А. М. К вопросу о холинэстеразе в онтогенезе млекопитающих. ДАН СССР, нов. серия, XXVI, 8: 830—832, 1940 1494

Саввина М. И. Барсук в Крымском государственном заповеднике, его биология и распространение. Тр. Крымск. гос. заповедн., 2: 228—250, 1940 1495

Савельев И. Г. и Кондров В. К. Башкирская пуховомолочная коза. Соц. хоз-во Башкирии, 9—10: 42—46, 1940 . . 1496

Сивчик Б. С. Производственные качества и биологические особенности зебувидного скота в СССР. Докл. Всес. акад. с.-х. наук, 2: 38—41, 1941 1497

Саковский К. К. О лошадях, ослах, крупном рогатом скоте и козах Кара-Калпакской АССР (краниологич. исследование). Тр. Туркм. с.-х. ин-та, 4: 153—170, 1940 1498

Салмин Ю. А. К распространению, биологии и промыслу амурского тигра Felis tigris longipilis Fitzin. в горной стране Сихотэ-Алинь. Научн.-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 7: 251—254, 1940 . . 1499

Салмин Ю. А. Тигр амурский (Felis tigris longipilis Fitzin.) в Сихотэ-Алинском заповеднике. Природа и соц. хоз-во, 8, 2: 199—202, 1941 1500

Саркисов А. А. О географическом распространении Ovis ophion armeniana Nas. Сообщ. АН Груз. ССР, 3: 277—283, 1941 1501

Саркисян А. А. и Саханян С. Ш. К характеристике крови новорожденных щенят. В кн. «Сб. тр., посвящ. В. В. Воронину», Тбилиси, 238—241, 1941 1502

Сафаров А. И. Сезонная изменчивость электролитного состава сыворотки крови и эритроцитов млекопитающих и птиц. Биохим. журн., XIII, 2: 331—345, 1939 . 1503

Сахарова Т. В. Сравнительная возрастная характеристика внешнего строения головного мозга Delphinus delphys L. Сообщ. 1. Зоол. журн., 2: 303—311, 1941 . 1504

Светозаров Е. и Штрайх Г. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных. Усп. совр. биол., XIV, 1: 1—29, 1941 1505

Сергеева Л. Об ондатре в бассейне реки Пура. Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, 12: 65—69, 1940 . 1506

Серебряков П. Н. Современные данные по физиологии пищеварения с.-х. животных. М., Сельхозвнито, 72 стр., 1940 . . 1507

Скаткин П. Влияние температуры на сперматозоиды жеребца. Коневодство, 3: 31—34, 1941 1508

Скалон В. Н. Дальнейшие исследования по систематике и биологии млекопитающих Забайкальского эндемичного очага чумы. Изв. Ирк. гос. противочумн. ин-та Сибири и ДВК, IV т., 1936 . 1509

Скалон В. Н. и Некипелов Н. В. Млекопитающие и птицы Александро-Заводского района. По сборам лета 1936 г. Изв. Ирк. гос. противочумн. ин-та Сибири и ДВК, III т., 1936 . 1510

Скалон В. Н. Материалы по фауне млекопитающих и птиц южной пограничной Сибири. 1) Млекопитающие и птицы бассейна р. Абакан. 2) К фауне бассейна р. Тунки. 3) О коллекции млекопитающих и птиц из окр. г. Кяхты. 4) К ближайшему познанию фауны млекопитающих и птиц эндемичного Забайкальского очага чумы. Изв. Ирк. гос. противочумн. ин-та Сибири и ДВК, III т., 1936 1511

Скалон В. и др. Новые материалы по распространению промысловых млекопитающих в Якутии. Природа и соц. хоз-во, 8, 2: 266—285, 1941 1512

Скалон В. Н. и Раевский В. В. Новые формы млекопитающих из Кондо-Сосвинского заповедника. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 193—200, 1940 . . . 1513

Скалон В. Н., Раевский В. В. и Жбанов Е. С. Современное распространение соболя и куницы в северо-восточном При-

уралье и их взаимоотношения. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 7: 157—165, 1940 . . 1514

Скворцов В. А. Влияние половой охоты на молочную производительность коров. Тр. Вологодск. с.-х. ин-та, 3: 35—58, 1941 1515

Скородумов А. Нутрию — в колхозы. Кролиководство и звероводство, 2—3: 24—25, 1941 . . 1516

Скребицкий Г. О лосе и некоторых охотнопромысловых животных Горьковской и Ивановской областей. Природа и соц. хоз-во, 8, 2: 203—208, 1941 . . 1517

Слепцов М. М. О развитии хвостовых лопастей у Delphinus delphis L. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 5—6: 104—111, 1940 1518

Слоним А. Д. Температура среды обитания и регуляция тепла в организме млекопитающих. Усп. совр. биол., XIV, 1: 52—60, 1941 . 1519

Смолин П. и Паровщиков В. К познанию экологии ондатры (Ondatra zibethica L.). Природа и соц. хоз-во, 8,2: 247—259, 1941 1520

Соколов Е. А. Емкость пищеварительного тракта и показатели переваримости у пушных зверей. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1: 72—83, 1941 1521

Соколов И. И. Связь между кожей и волосяным покровом смушки каракульских овец. Вестн. с.-х. наук, животноводство, 2: 162—167, 1941 1522

Соколова Л. М. Опыт изучения условных половых рефлексов у баранов. Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 23—35, 1940 . . 1523

Спангенберг Е. П. Принципы и методы акклиматизации енотовидной собаки (Nyctreutes procyonoides Gray). Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла В/О «Заготживсырье», 5: 198—207, 1941 1524

Старков И. Д. Изменчивость плодовитости серебристо-черных лисиц (разводимых в неволе). Учен. зап. Рязанск. гос. пед. ин-та, II: 54—103, 1940 1525

Старков И. Д. Искусственное осеменение пушных зверей. Уч. зап. Рязанск. гос. пед. ин-та, III: 102—125, 1941 1526

Старков И. Д. К вопросу о сперматогенезе и овогенезе у пушных зверей, разводимых в неволе. Уч. зап. Рязанск. гос. пед. ин-та, II: 28—58, 1940 1527

Старков И. Д. Мех и линька у соболя. Кролиководство и звероводство, 16: 23—26, 1941 . . 1528

Старков И. Д. Полнее использовать самцов пушных зверей. Кролиководство и звероводство, 5: 34—37, 1941 1529

Старков И. Д. Развитие гибрида серебристо-черной лисицы и голубого песца. Кролиководство и звероводство, 2—3, 36, 1941 . . 1530

Стефанюк П. С. Возрастная и сезонная изменчивость многоплодия у свиней крупной белой английской породы. Тр. Ворошиловск. зоотехн.-вет. ин-та, 1: 39—60, 1941 1531

Стояновская В. И. Складки кожи и их роль в образовании завитков у каракульскхи эмбрионов. Бюлл. Всес. н.-и. ин-та каракулеводства, 4: 35—42, 1941 . 1532

Строганова А. С. Опыт анализа возрастного состава популяции белки в Ленинградской обл. Природа, 2: 90—93, 1941 . . . 1533

Строганов С. У. Морфологические особенности слуховых косточек современных Talpidae. Зоол. журн., 3: 371—381, 1941 . 1534

Строганов С. У. Насекомоядные млекопитающие фауны СССР. ДАН СССР, нов. серия, XXXIII, 3: 270—272, 1941 1535

Тамарченко М. Е. Влияние характера минеральной части рациона на обмен энергии в организме с.-х. животных. Биохим. журн., XVI, 3: 585—593, 1940 . . 1536

Тараненко Г. А. Влияние внешних факторов на деятельность молочной железы у коров. Докл. Всес. Акад. с.-х. наук, 3: 24—28, 1941 1537

Тараненко Г. А. Роль зародышей зерна пшеницы (витамина Е) при кормлении быков-производителей. Сб. работ по вопросам развед. крупн. рогатого скота в мясн. и мясо-молочн. направлении, 2: 97—106, 1941 1538

Татрушев В. И. О некоторых различиях в составе крови крупного рогатого скота, яков и их гибридов (вопросы гетерозиса). Тр. Ойротск. зон. оп. станции по животнов., 1: 201—207, 1941 . . 1539

Тимин К. С. и Перетурина М. Ф. Влияние зародышей зерна пшеницы на спермопродукцию быков-производителей. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. Ленина, 6: 17—21, 1941 1540

Тимин К. С. и Перетурина М. Ф. Влияние зародышей зерна пшеницы на спермопродукцию быков-производителей. Сов. зоотехния, 5: 96—98, 1941 . 1541

Томилин А. Г. К биологии черноморского дельфина Delphinus delphis. Тр. Новоросс. биол. станции, III, 2: 41—55, 1940 . . 1542

Томилин А. Г. Некоторые вопро-

сы из экологии китообразных. Адаптации к температурам среды. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 49, 5—6: 112—124, 1940 1543

Топорков Н. Н. Принципы и методы реакклиматизации соболя (Martes zibellina L.). Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла, 5: 139—155, 1941 1544

Траут И. И. и Гамов Г. М. Некоторые данные по экологии большой песчанки и методам борьбы с ней. Из сб. «Грызуны и борьба с ними», Алма-Ата, Противочумн. станция, 1: 153—178, 1941 1545

Троицкий И. А. и Дуброва К. Д. Температура кожи у овец и кроликов. Ветеринария, 7—8, 57—59, 1941 1546

Трусов С. И. Сравнительная биохимия крови матери и плода (крупного рогатого скота). Сообщ. I. Тр. Кировск. зоот.-вет. ин-та, IV, 2: 53—96, 1940 . . . 1547

Тулин И. Ф. Функция обонятельных органов как фактор, осуществляющий нормальное развитие половой системы и либидо у крыс. Бюлл. эксп. биол. и мед., 7—8: 59—61, 1941 1548

Федорако Б. И. Повреждения различных древесно-кустарниковых пород зайцем-русаком (Lepus europaeus Pall). Вестн. защиты раст., 5: 106—108, 1940 . 1549

Фетисов А. С. Видовой состав грызунов населенных пунктов Западного Забайкалья. Вест. микробиол., эпидемиол. и паразитол., 3—4: 591—597, 1941 1550

Фетисов А. С. Новый подвид полевки из Восточной Сибири. Сб. тр. Зоол. музея Моск. гос. ун-та, VI: 75—76, 1941 1551

Фенюк Б. К. «Инстинкт дома» у грызунов. Природа, 3: 51—58, 1941 1552

Фенюк Б. К. Массовое размножение мышевидных грызунов на юго-востоке РСФСР в 1937 г. Из сб. «Грызуны и борьба с ними», Алма-Ата, Противочумн. станция, 1: 209—224, 1941 1553

Фенюк Б. К. и Шейкина М. В. Длительность жизни в природе полевок — Microtus arvalis Pall. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., 3—4, 571—590, 1941 1554

Финкельштейн Б. Ю. К зимней экологии полевой мыши (Apodemus agrarius Pall.). Вестн. защиты раст., 1: 53—54, 1941 . . 1555

Хабаров В. П. Котиковое хозяйство на Командорских островах. Под ред. Е. К. Суворова. Н.-и. ас-ция Ленингр. пед. ин-та народов Севера. Л., Учпедгиз, Ленингр. отд., 72 стр., 1941 . . . 1556

Хруцкий Е. М. К механизму регуляции моторной деятельности сетки, рубца и сычуга у телят. Тр. Омск. вет. ин-та, XIII: 155—215, 1941 1557

Цомая Н. Я. Кореляция показателей спермопродукции хряка с его производительностью. Сб. тр. Гос. зоотехн.-вет. ин-та, НКЗ Груз. ССР, III: 122—149, 1941 . 1558

Цомая Н. Я. Некоторые данные эмбрионального развития свиней. Сб. тр. Гос. зоотехн. вет. ин-та НКЗ Груз. ССР, III: 105—119, 1941 1559

Чапский К. Морские звери Советской Арктики. Изд-во Главсевморпути (Б-ка полярника), М.— Л., 188 стр., 1941 1560

Чиркова А. Ф. Заяц-беляк на Таймырском полуострове. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 3—4: 211—216, 1940 . . . 1561

Чиркова А. Ф. Методика прогнозов изменений численности обыкновенной лисицы (Vulpes vulpes L.). Центр. лабор. биол. и охотн. промысла, В/О «Заготживсырье», V: 78—99, 1941 . . 1562

Чуватин Л. М. Внутриствольная топография основных ветвей срединного и локтевого нервов у лошади. Тр. Кировск. зоотехн.-вет. ин-та, IV, 2: 61—98, 1940 . 1563

Шапошников Л. В. Интродукция пушных зверей в СССР за 1938 г. Зоол. журн., XIX, 5: 766—774, 1940 1564

Шапошников Л. В. Методика работ по восстановлению речного бобра (Castor fiber L.) в СССР. Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла В/О «Заготживсырье», V: 172—185, 1941 . . 1565

Шапошников Л. В. Новые данные по акклиматизации нутрии в СССР. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. биол., XLVIII (1): 65—73, 1939 . . . 1566

Шапошников Л. В. Основные предпосылки и методика акклиматизации скунса (Mephitis mephitis Schreb.) в СССР. Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла В/О «Заготживсырье», V: 207—211, 1941 1567

Шапошников Л. В. Основные принципы методики воспроизводства пушных зверей путем акклиматизации. Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. промысла В/О «Заготживсырье», V: 129—138, 1941 1568

Шастин Л. П. Наземные млекопитающие северо-западной части Таймырского полуострова.

Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Промысл. хоз-во», 8: 61—85, 1939 1569

Шахунянц Р. М. Сравнительный анализ данных о конституциональных особенностях мышечной системы различных типов каракуля. ДАН СССР, нов. серия, XXXI, 5: 494—502, 1941 . . . 1570

Шевченко Ю. Г. Нижняя теменная область у приматов. Сообщ. IV. Нижнетеменная формация у низшего антропоида Hapale jacchus. Тр. Ин-та мозга, 5: 233—238, 1940 1571

Шевченко Н. А. О репаративной регенерации эпидермальной ткани слизистой оболочки стенки ротовой полости млекопитающих. ДАН СССР, нов. серия, XXX, 4: 359—361, 1941 1572

Шергин Н. П. О десмолитических ферментах спермы (индофенолоксидаза, каталаза и пероксидаза). Тр. Лабор. искусств. осеменен. животных Всес. ин-та животнов., 1: 220—224, 1940 . . 1573

Шергин И. А., Копылов И. Л. и др. Пушные звери и их добывание в Иркутской области. Иркутск, обл. изд-во, 55 стр., 1941 . 1574

Шергин Н. П., Несмеянова Т. Н. и Кузнецов М. П. Реакция среды, анабиоз и сохранение жизнеспособности сперматозоидов. Докл. Всес. акад. с.-х. наук, 2: 34—37, 1941 1575

Шерешевский Э. И. Разведение ценных диких кошачьих в зоосадах и зверинцах. Научн.-метод. зап. Гл. упр. по заповеди., 7: 111—128, 1940 1576

Шестаков Г. А. Зимнее питание выхухоли (Desmana moschata L.). Тр. Окск. гос. заповедн., 1: 174—187, 1940 1577

Шидловский М. В. Определитель грызунов Грузии и сопредельных стран. Тбилиси, изд-во АН Груз. ССР, 56 стр., 1941 . . 1578

Шидловский М. В. Особенности распространения Закавказского хомяка (Mesocricetas brandti Nehr) по Кавказскому перешейку. Зоол. сб. Биол. ин-та Арм. ФАН, 2: 37—46, 1941 1579

Шергин Н. П., Кузнецов М. П., Козлова В. М. и Несмеянова Т. Н. Жизнестойкость сперматозоидов в половом тракте коровы. Вестн. с.-х. наук, животноводство, 3: 128—139, 1940 . . 1580

Шредер В. Н. Искусственная регуляция пола животных. Сов. наука, 3: 90—104, 1941 . . . 1581

Шредер В. Н. Регулирование пола у млекопитающих. Наука и жизнь, 2: 25—30, 1941 1582

Шредер В. Н. Физико-химический анализ физиологии спермиев млекопитающих. Сообщ. IX. О природе липоидов анодных и катодных спермиев кролика. Изв. АН СССР, сер. биол., 2: 205—223, 1941 1583

Шубская Б. Е. Развитие молодняка малоямальских оленей. Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Оленеводство», 14: 7—24, 1940 . 1584

Шульман Э. И. и Кипишенева М. И. Тон нервной системы у собаки и безусловная саливаторная реакция. Тр. Крымск. гос. мед. ин-та им. Сталина, VII: 16—21, 1941 1585

Шумаков Е. М. Причины стадности у саранчевых. Докл. Всес. акад. с.-х. наук, 2: 10—15, 1940 . 1586

Шустова А. А. Туркменская коза. Тр. Туркм. респ. оп. станции по животнов., II: 107—132, 1941 . . 1587

Шухов И. Н. О находках остатков китов в Обской губе. Природа, 1: 113, 1941 1588

Щеглов А. И. Взаимоотношения млекопитающих и цветов. Природа, 2: 108—110, 1941 1589

Эйдригевич Е. В. К вопросу морфогенетики и эволюции окраски у коз. Тр. Бур.-Монг. зоовет. ин-та, 2: 173—187, 1941 . . 1590

Эскин И. А. Влияние адреналина на гонадотропную секрецию гипофиза крысы. Бюлл. эксп. биол. и мед., 3: 268—270, 1941 . . . 1591

Эскин И. А. Нервная регуляция гонадотропной функции гипофиза кролика. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 5—6: 125—150, 1940 1592

Юргенсон П. Б. Некоторые теоретические предпосылки к организации работ по расселению соболя. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 7: 151—156, 1940 . 1593

Юрьев Г. А. Влияние физической работы на половую потенцию и продукцию быков-производителей. Сб. рефер. научн. конфер. Омск. вет. ин-та и Омск. н.-и. вет. ин-та, II: 111—114, 1941 1594

Юрьев Г. А. Организация и техника перевозки спермы быка почтовыми голубями. Сб. рефер. научн. конфер. Омск. вет. ин-та и Омск. н.-и. вет. ин-та, II: 115—118, 1941 1595

Яременко И. И. О северо-западной границе ареала большого тушканчика. Природа, 10: 78, 1940 1596

Яценко Ф. И. и Гаврилина Е. Д. Проблема использования лося в СССР. Природа, 6: 76—78, 1941 1597

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

CONTENTS

Short notes

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Подп. к печ. 24/VII 1947 г. | A07546 | Печ. л. 5½
Уч.-изд. л. 8,25 | Зак. 2862 | Тираж 4100 экз. | Цена 9 руб.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранное резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

12. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов [15] или Браун (Brown [10]). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать 1/5 текста всей статьи и должен по возможности снабжаться переводом специальных терминов.

18. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

19. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: Москва, 9, ул. Герцена, 6. Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.